

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

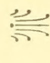
DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

DRITTER BAND. ERSTER TEIL.

MIT 509 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906

Inhaltsverzeichnis

zu Band III, Teil 1.

I. Kapitel.

II. Kapitel.



Erstes Kapitel.

Die Entwickelung des Muskelsystems und der elektrischen Organe.

Von

F. Maurer in Jena.

Die Entwickelung der willkürlichen Skeletmuskulatur der Wirbeltiere ist an die Differenzierung des Mesoderms geknüpft. Die Vorgänge sind am Kopf und Rumpf verschiedene. Als älteste Muskulatur der Wirbeltiere ist wohl die aus den Körpersomiten entstehende Rumpfmuskulatur zu betrachten, die in der Entwickelung ihrer Elemente in gewissem Sinne noch Anschluß an Wirbellose gestattet. Sie tritt außerdem in der Ontogenese sämtlicher Wirbeltiere am frühesten auf. Da der dorsale Abschnitt des Rumpfmesoderms, das sind die Urwirbel, nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen allein das Bildungsmaterial für die Rumpfmuskulatur enthält, so hat die Betrachtung der Entwickelung des gesamten willkürlichen Muskelsystems naturgemäß mit der Schilderung der Differenzierung der Urwirbel zu beginnen. Daran hat sich anzuschließen die Besprechung der Entwickelung der Kopfmuskulatur, ferner die Ausgestaltung der Rumpfmuskulatur, deren ventralen Teilen die Muskulatur der Extremitäten entstammt. Schließlich ist die Entwickelung der elektrischen Organe zu behandeln, welche bei einigen Ordnungen der Fische aus verschiedenen Teilen der Muskulatur hervorgehen.

Die erste Entstehung des Mesoderms, seine verschiedene Anlage im Kopf- und Rumpfgebiet, sowie seine Sonderung im Rumpf zu Urwirbeln und Parietalplatten ist schon in einem vorhergehenden Kapitel (Bd. I, Kap. 3) dieses Handbuches abgehandelt.

1. Die Differenzierung der Urwirbel.

Die Wandung der Urwirbel bei sämtlichen Wirbeltieren ist eine epitheliale. Bei Anamnien besitzt der Urwirbel ein Lumen ohne Zellen, die Urwirbelhöhle (Myocöl). Bei Amnioten ist das Myocöl frühzeitig mit Zellen erfüllt, und diese stellen den Urwirbelkern dar.

Aus den Elementen der Urwirbelwandung bildet sich die quergestreifte Muskulatur des Rumpfes, Schwanzes und der Extremitäten, und außerdem ein großer Teil der embryonalen Bindegewebsanlagen.

Wie der e r s t e, unmittelbar hinter dem Gehörbläschen angeordnete Urwirbel sich embryonal zuerst aus dem gastralen Mesoderm

differenziert, und die folgenden der Reihe nach zeitlich folgen, so spielt sich auch die Weiterbildung der einzelnen Urwirbel von vorn nach hinten fortschreitend ab.

In der Differenzierung der einzelnen Urwirbel besteht bei allen Wirbeltieren ein gemeinsamer Plan. Der verschiedene Gehalt an Dotter in den Eizellen beeinflußt aber auch den Vorgang der Urwirbeldifferenzierung, und so sehen wir, daß die Details dieses Prozesses in der Ontogenese etwas voneinander abweichen. Auch quantitativ bestehen in sofern Unterschiede, als bei Anamnien die Bindegewebskeime sehr zellenarm sind, während sie bei Amnioten von vornherein durch reichliche Zellenmassen hergestellt werden.

Wir wissen, daß im allgemeinen die mediale Wand eines jeden Urwirbels quergestreifte Muskulatur ausbildet. Aus der medialen ventralen Kante geht das Sklerotomdivertikel (axiales oder dorso-mediales Bindegewebe) hervor. Die laterale Urwirbelwand (das Corium- oder Cutisblatt) ist die Grundlage der bindegewebigen Lederhaut und soll außerdem in verschiedenem Maße quergestreifte Muskelfasern späterhin liefern [1]). Die dorsale und ventrale Kante eines jeden Urwirbels stellen wichtige Vegetationspunkte dar. Hier erhält sich am längsten der indifferente Zustand der Urwirbelwand in Form epithelialer Zellkuppen oder -knospen. Durch die fortwährende Vermehrung der Zellen an diesen Punkten findet die dorsal- wie ventralwärts fortschreitende Ausbreitung der Urwirbel statt. Dies gewinnt besonders für die Muskulatur eine große Bedeutung, da hierdurch die Muskularisierung der ventralen Rumpfhälfte sowie der Extremitäten geleistet wird. Man hat die Skeletmuskulatur der Wirbeltiere als epithelogene Muskulatur bezeichnet (O. Hertwig). Sie geht aus der epithelialen Wand der Urwirbel hervor, im Gegensatz zu der mesenchymatösen Muskulatur, deren Elemente, die glatten Muskelzellen, sich aus einzelnen, im embryonalen Bindegewebe zerstreut liegenden Zellen bilden.

Die Muskelelemente, welche sich aus den Urwirbeln bilden, sind bei den Wirbeltieren nicht gleichartig. Bei Amphioxus entstehen Muskelzellen, bei Cyclostomen Muskelbänder (Kästchen), die bei Myxinoiden schon zu Muskelfasern zerteilt werden. Bei allen höheren Wirbeltieren werden die auch beim Menschen bestehenden quergestreiften Muskelfasern ausgebildet, die im wesentlichen gleichartig, doch zahlreiche Verschiedenheiten im speciellen Verhalten zeigen. Bei Selachiern, Ganoiden und manchen Amphibien lassen die Fasern noch eine Vereinigung zu Muskelbändern dauernd erkennen (Schneider), bei höheren Formen zeigen sich die Bandkomplexe in den ersten Entwickelungsstadien nur vorübergehend angedeutet (Maurer). Dies wird durch das zwischen die Muskelelemente eindringende Bindegewebe zu stande gebracht, doch spielt (das ist besonders bei Petromyzonten und Acipenser nachweisbar) auch die Art des Wachstums des Muskelepithels bei dem Zustandekommen der Muskelbänder eine wesentliche Rolle.

Die Differenzierung der einzelnen Urwirbel findet somit bei den Wirbeltiergruppen in nicht ganz übereinstimmender Weise statt. Diese histologischen Vorgänge sind zuerst zu betrachten, erst später soll

1) Nach O. Hertwig, Rabl und Maurer bildet nur die mediale Lamelle eines jeden Urwirbels quergestreifte Muskelelemente, während nach Kästner und Kollmann auch die laterale Lamelle, wenn auch später wie die mediale Lamelle, Muskelgewebe bilden soll.

die Art und Weise, wie sich die komplizierte Gesamtmuskulatur aufbaut, behandelt werden.

A m p h i o x u s. Die Sonderung der Urwirbel bei Amphioxus ist durch KOWALEVSKY und später genauer durch HATSCHEK bekannt geworden; ich folge der Schilderung des Letzteren. Ehe die Sonderung des Mesoderms in Urwirbel und Parietalplatten erfolgt, läßt sich an ihm schon eine mediale und laterale Lamelle unterscheiden. Die Epithelzellen der medialen Lamelle nehmen Cylinderform an, die der lateralen sind plattere Elemente (Fig. 1a). Die ventralen Kanten der

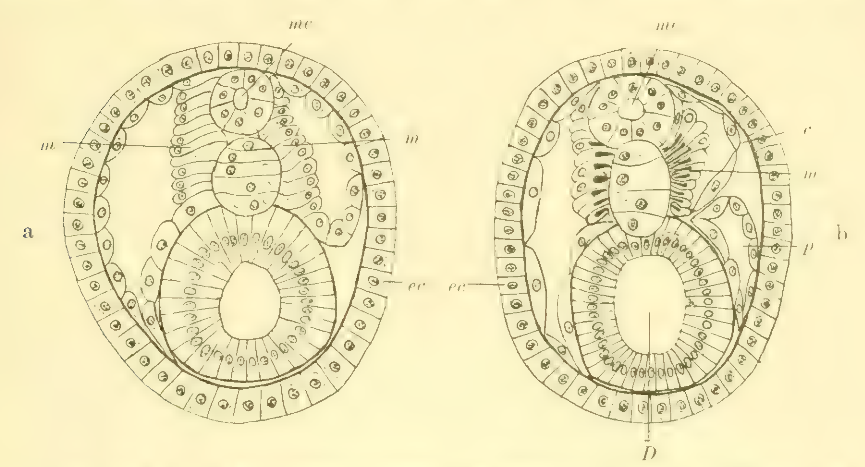


Fig. 1a u. b. Amphioxusembryonen. Querschnitte durch den Rumpf. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt. *p* Parietalplatten. *me* Medullarrohr. *ec* Ektoderm. *D* Darmrohr. Nach HATSCHEK.

Mesodermsäckchen wachsen ventralwärts zwischen Ektoderm und Entoderm herab (Figg. 1a und 1b links), und dann schnürt sich der ventrale Bezirk, die Parietalplatten, vom dorsalen Urwirbel ab (Fig. 1b rechts). Am ventralen Ende der medialen Lamelle buchtet sich die epitheliale Wand des Urwirbels medialwärts aus und bildet ein Divertikel, das Sklerotom. Die darüber gelegenen cylindrischen Elemente der medialen Urwirbellamelle liegen mit ihrer basalen Fläche der Chorda fest an. Im basalen Teil ihres Zellkörpers hat sich schon e i n e kontraktile Fibrille gebildet. Diese Fibrillen treten schon auf, bevor sich die Sonderung der Mesodermsegmente in Urwirbel und Parietalplatten vollzogen hat (Fig. 1b links). Auch nachdem diese Sonderung am Ende der Embryonalentwickelung erfolgt ist, schließt sich die mediale Lamelle des Urwirbels noch dicht der Chorda an. Sie besteht aus einschichtigem Muskelepithel. Jede Zelle erstreckt sich durch die ganze Länge eines Urwirbels. Der Kern liegt lateral, dem Myocöl zugewandt; im medialen Teil des Zellkörpers finden sich die kontraktilen Fibrillen, deren jede eine lamellöse Beschaffenheit zeigt. Es finden sich nunmehr mehrere in jeder Muskelzelle. In der Folge bildet sich eine als Sklerotom bezeichnete Ausbuchtung, welche aus der medialen Urwirbelwand, ventral vom Muskelblatt, sich medialwärts entwickelt. Ihre platten epithelialen Zellen vermehren sich und schieben sich zwischen Chorda und Muskelblatt dorsalwärts empor (Fig. 2*sc*). Dabei bleiben stets an diesem Sklerotom zwei durch eine

spaltförmige Fortsetzung des Myocöls von einander getrennte Lamellen bestehen, die verschiedene Aufgaben besitzen. Die mediale, der Chorda zugekehrte Zelllage nimmt teil an der Bildung der Chordascheide,

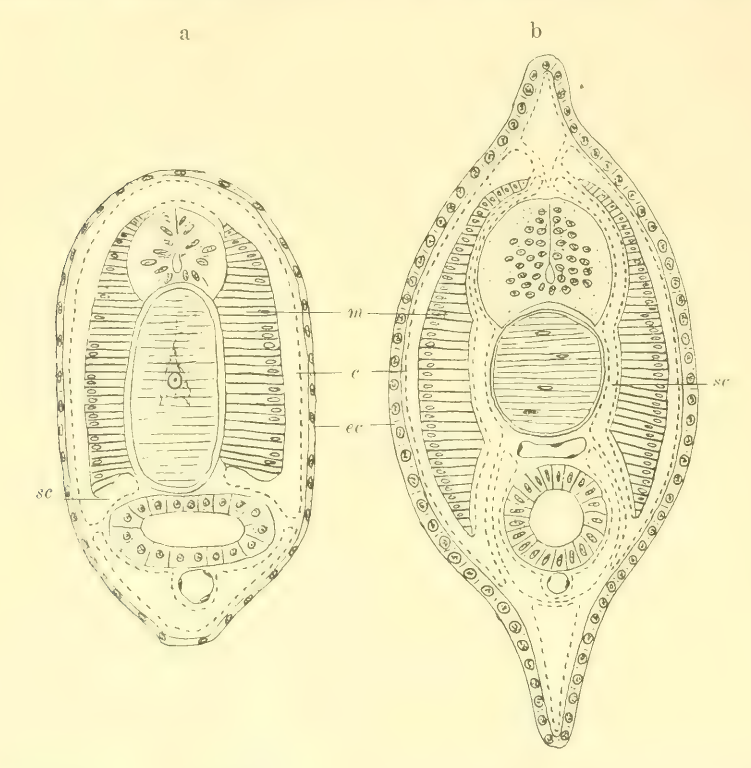


Fig. 2a u. b. Querschnitte durch Amphioxus (Rumpfmitte). a von einer Larve mit 5 Kiemenspalten. b vom jungen Tier unmittelbar nach der Metamorphose. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt. *sc* Sklerotom des Urwirbels. *ec* Ektoderm. Nach Hatschek.

die laterale, dem Muskelblatt des Urwirbels zugekehrte Lage bildet das Fascienblatt. Von hier aus dringen bindegewebige Zellen zwischen die Elemente des Muskelblattes ein und sondern dieses in Muskelbänder. An der lateralen Fläche des Muskelblattes findet sich kein Fascienblatt. Diese Fläche sieht vielmehr frei gegen das Myocöl, welches lateral vom Cutisblatt begrenzt wird. Dieses, die laterale Wand des Urwirbels darstellend, ist die Grundlage der späteren Lederhaut.

Der Urwirbel hat nunmehr eine sehr komplizierte Form. Es ist leicht verständlich, wie er aus dem kubischen indifferenten Urwirbel durch Auswachsen des Sklerotoms entstanden ist. Er läßt 4 Lamellen unterscheiden. Das ursprünglich einfache Myocöl ist ebenfalls komplizierter geworden, dadurch, daß es sich nun um die ventrale Kante des Muskelblattes herum in das Sklerotom medial und dorsalwärts fortsetzt.

Der gesamte so differenzierte Urwirbel zeigt nun in allen Bestandteilen ein sowohl dorsal wie ventral gerichtetes weiteres Wachstum. Die dorsale und ventrale Kuppe des Urwirbels, sowie die dor-

sale Kuppe des Sklerotoms bestehen längere Zeit aus indifferenten Zellen, welche sich reichlich vermehren und dadurch als Vegetationspunkte fungieren. So dehnt sich der Urwirbel nicht nur dorsalwärts, sondern auch ventralwärts weiter aus. Bei diesem Auswachsen findet eine fortwährende Anbildung neuer Muskelbänder an die primär bestehenden statt. Das Muskelblatt dehnt sich hierdurch dorsalwärts, lateral vom Medullarrohr, weiter aus, andererseits reicht es ventralwärts zwischen Ektoderm und Parietalplatten. Dabei nimmt es das Sklerotom wie das Cutisblatt naturgemäß mit. Die Muskularisierung der ventralen Körperhälfte wird dadurch verständlich, ferner die Ausbildung der Lederhaut, auch in der ventralen Körperhälfte, vom Cutisblatt des Urwirbels aus. Die Somatopleura der Parietalplatten erscheint von der Bildung der Lederhaut überhaupt ausgeschlossen.

Der Urwirbel stellt somit erstens die Grundlage für verschiedene Bindegewebskeime dar, deren Weiterbildung an anderer Stelle zu behandeln ist.

Ferner enthält er die Anlage der gesamten Rumpfmuskulatur, der dorsalen wie der ventralen. Diese bildet sich nur aus der dorsal- und ventralwärts ausgewachsenen medialen Lamelle des primitiven Urwirbels, weshalb diese mit Recht von vornherein als Muskelblatt bezeichnet worden ist.

Die Entwickelung der Muskelelemente enthält noch viele Probleme. Wir wissen noch nicht, wie sich die späteren Muskelbänder zu den zuerst bestehenden Muskelepithelzellen verhalten. Hatschek giebt nur an, daß in jeder Muskelepithelzelle zuerst eine, später mehrere lamellöse kontraktile Fibrillen entstehen. Es ist bis jetzt auch noch unmöglich, diese Zustände auf die Befunde bei den nächst höheren Wirbeltieren, den Cyclostomen, zu beziehen.

Nur zwei Thatsachen stehen fest und lassen den Ausgangspunkt bei Amphioxus mit dem bei höheren Wirbeltieren gleichartig erkennen: 1) das Bestehen eines Muskelepithels in der medialen Urwirbelwand und 2) die Ausbildung der ersten kontraktilen Fibrillen im basalen Teil der Zellkörper dieses Muskelepithels. Alles Weitere ist noch fraglich. Die späteren Muskelbänder des Amphioxus lassen sich bis jetzt noch nicht mit den Muskelbändern oder Kästchen der Cyclostomen vergleichen.

Die Differenzierungsvorgänge am Urwirbel bei Amphioxus erhalten dadurch eine große Bedeutung, daß sie auf einer Stufe Halt machen, welche bei allen höheren Formen nur als ein vorübergehendes Stadium erkennbar ist. Ein für höhere Formen embryonaler Zustand ist bei Amphioxus dauernd fixiert.

Cyclostomen. Die Sonderung der Urwirbel bei Cyclostomen ist durch Grenacher, Scott, O. Hertwig bekannt geworden. Hinsichtlich der Ausbildung der Rumpfmuskelelemente ziehe ich meine eigenen Befunde noch heran.

Am 12. Tage beginnt nach Scott beim Embryo von Petromyzon die Sonderung der Urwirbel von den Parietalplatten des Mesoderms. Jeder Urwirbel hat zuerst kubische Form. Seine Wandung besteht aus einer Schicht cylindrischer Zellen, die eine Centralhöhle umgeben. Die erste Weiterbildung zeigt sich in einer Vergrößerung der Zellen der medialen Wand. Diese wachsen zu breiten Platten aus, deren jede sich durch die ganze Länge des betr. Urwirbels erstreckt. Der Kern

jeder Zelle liegt central. Dorsal- wie ventralwärts nimmt die Breite der Zellen ab und die mediale Lamelle des Urwirbels geht in die äußere über, welche gegen das Ektoderm gerichtet ist. Diese laterale Lamelle liefert die Lederhaut (dermales Blatt Hertwig). Außerdem nimmt auch hier ein kleines Stück der medialen Urwirbelwand an der Muskelbildung nicht teil. Dies ist die mediale ventrale Ecke des Urwirbels. Hier drängen sich die sich vermehrenden Zellen zwischen Chorda und dorsale Fläche des Entoderms medialwärts vor und bilden die Anlage des Sklerotoms (Scott, Maurer). Die dorsale und ventrale Kante des Urwirbels bildet auch hier einen Vegetationspunkt. Durch die

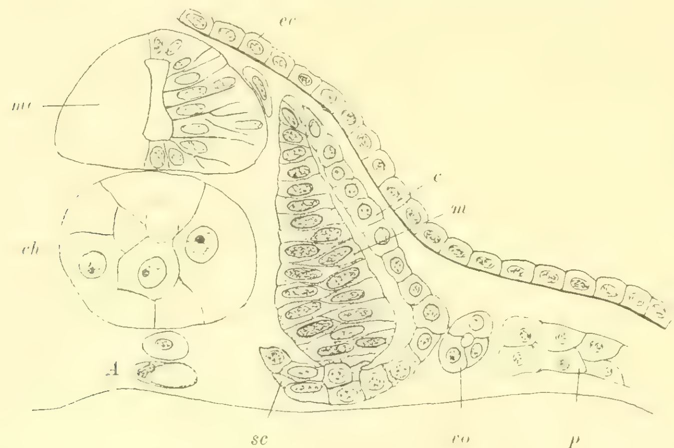


Fig. 3. Petromyzon fluviatilis, Embryo 2 mm lang, Querschnitt aus dem hinteren Rumpfabschnitt, rechte Hälfte. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt. *sc* Sklerotom des Urwirbels. *me* Medullarrohr. *ch* Chorda. *A* Aorta. *ec* Ektoderm. *vo* Vornierengang. *p* Parietalplatten. Nach Maurer.

fortwährende Vermehrung der Zellen und Ausbildung neuer Muskelelemente wächst der Urwirbel dorsal- und ventralwärts aus. Im Gegensatz zu Amphioxus zeigt aber erstens das Sklerotom kein größeres Lumen, die Urwirbelhöhle buchtet sich nur eben andeutungsweise an ihrem ventralen Ende medialwärts aus, und zweitens lösen sich die Zellen, die sich hier reichlich vermehren, sehr rasch ganz vom Urwirbel ab. Das Sklerotom wird abgestoßen, und der übrig bleibende Urwirbel stellt dann das Myotom dar.

Während Scott nicht nur aus der medialen Lamelle Muskelelemente hervorgehen läßt, sondern auch die Elemente der lateralen Lamelle als muskelbildende Zellen auffaßt, hat Hertwig erkannt, daß dem nicht so ist.

Die Zellen der lateralen Urwirbellamelle sind zuerst kubisch, nehmen aber in dem Maße, als sich die Muskelelemente der medialen Wand weiterbilden und das ganze Myotom dorsal- und ventralwärts auswächst, allmählich platte Form an. Doch bilden sie lange Zeit noch eine geschlossene epitheliale Lage.

Wir haben nun drei Bestandteile des differenzierten Urwirbels zu unterscheiden: 1) Muskelblatt (mediale Lamelle des Urwirbels), 2) Coriumblatt (Cutis- oder dermales Blatt) [laterale Urwirbellamelle] und 3) das Sklerotom, abgelöst aus der medio-ventralen Urwirbelkante.

Die Weiterbildung des Sklerotoms soll hier nicht genauer behandelt werden. Es sei nur der Unterschied gegenüber Amphioxus betont: Fehlen eines größeren Divertikels der Urwirbelhöhle und sofortige Ablösung der Sklerotomzellen. Letztere stellen die Grundlage eines wichtigen Bindegewebskeimes dar (axiales Bindegewebe): Chordascheide, Hüllen des Medullarrohrs und interstitielles Bindegewebe der Muskulatur gehen unter anderem daraus hervor.

Vom Cutisblatt sei hervorgehoben, daß es aus sehr spärlichen Zellen besteht, die sich später aus ihrem epithelialen Verband lösen und ebenfalls einen wichtigen Bindegewebskeim darstellen: es geht die Lederhaut, sowie ein anderer Teil des interstitiellen Bindegewebes der Muskulatur daraus hervor. Von manchen Seiten wird auch heute noch angenommen, daß das Cutisblatt außer Bindegewebe auch Muskelelemente ausbilden soll und demnach am Aufbau der Rumpfmuskulatur teilnehme, doch erst in späteren Entwickelungsstadien.

Die weitere Ausbildung des Muskelblattes soll hier genauer vorgeführt werden. Den Ausgangspunkt bildet das einschichtige Cylinderepithel der medialen Urwirbelwand. Die Zellen strecken sich und verbreitern sich, bevor kontraktile Fibrillen differenziert werden. Die Art ihrer Ausbildung wurde von mir etwas anders gefunden, als sie früher Hertwig schilderte. Hertwig läßt die ersten kontraktilen Fibrillen an den Breitseiten der Muskelzellen entstehen: 9 Tage nach der Befruchtung sind die Muskelzellen noch mit Dotterblättchen erfüllt, doch hat die Fibrillenbildung schon begonnen. Bei 2 Wochen alten Larven sind die Dotterblättchen aufgezehrt und die Fibrillen reichlicher. Jede Zelle bildet 2 Reihen von Fibrillen aus, eine dorsale und eine ventrale. Sie verlaufen fast horizontal, sind senkrecht gegen Chorda und Medullarrohr gerichtet. Diese Fibrillenreihen bilden nun nach Hertwig Muskelblätter. Jedes Muskelblatt ist von den angrenzenden Seitenflächen zweier Myoblasten erzeugt worden. Dies giebt sich daraus zu erkennen, daß es sich aus zwei Lagen feinster Fibrillen zusammensetzt, welche durch einen zarten Streifen von Kittsubstanz voneinander getrennt sind und von welchen die eine Lage dieser, die andere Lage jener Bildungszelle ihr Dasein verdankt. Die Kerne der Muskelzellen haben sich vermehrt und sind kleiner geworden. Die spätere Ausbildung der Muskelkästchen aus den Muskelblättern schildert Hertwig in der Weise, daß die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von ein und demselben Myoblasten gebildet wurden, sich mit ihren Rändern untereinander verbinden, so daß jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen rings umschlossen wird. Die homogene Stützlamelle, welche früher an den Blättern (den Zellgrenzen entsprechend) nur als feine Linie angedeutet war, hat zugenommen und liefert die Septen zwischen den einzelnen Muskelkästchen. Ferner haben sich die kontraktilen Fibrillen unter Verbrauch der protoplasmatischen Grundsubstanz der Myoblasten so vermehrt, daß sie das ganze Innere des Kästchens ausfüllen. Dies findet sich bei 6 Wochen alten Larven.

Während die Muskelblätter somit von je 2 Muskelzellen gebildet waren, schließen sich bei der Bildung der Muskelkästchen wieder die Derivate einer jeden Muskelzelle zu einer Einheit (dem Muskelkästchen) zusammen.

Meine spätere Schilderung weicht davon ab.

Wenn auch der Ausgangspunkt ein einschichtiges Epithel dar-

stellt, an welchem die Zellgrenzen deutlich erkennbar sind, so wird doch unter Vermehrung der Kerne das Muskelblatt schon vor der ersten Differenzierung quergestreifter Fibrillen zu einem Syncytium. Das zeigt sich schon bei Embryonen von 2 mm Länge. Die vorderen Segmente sind weiter in der Ausbildung fortgeschritten und zeigen zahlreiche Kerne in einheitlicher Plasmamasse. An hinteren Segmenten findet man noch ein zweischichtiges Muskelepithel mit Zellgrenzen (Fig. 3). Die Zellen desselben sind so ineinander geschoben, daß die medialen gegen die Chorda zu breit, lateralwärts zugeschärft erscheinen. die lateralen umgekehrt ebenfalls keilförmig gegen das Coriumblatt verbreitert sind. Das Coriumblatt besteht noch aus Cylinderepithel, das Sklerotom bildet sich gerade als Fortsatz der medioventralen Urwirbelkante aus. Bei Embryonen von 3 mm Länge hat sich an den entsprechenden Segmenten das Sklerotom abgelöst, und das

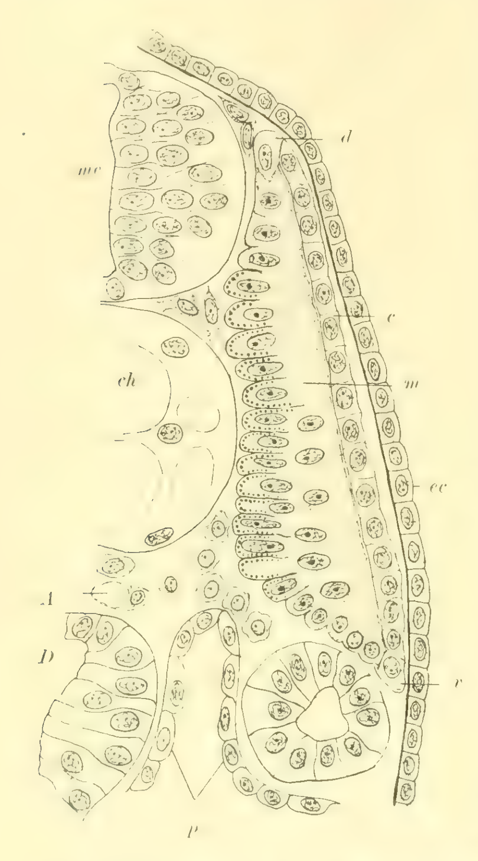


Fig. 4. Petromyzon fluviatilis, Embryo 3 mm lang, Querschuitt des 5. rechten Rumpfsegments. *d* dorsale, *v* ventrale Kante des Myotoms. *D* Darmrohr. Sonst wie Fig. 3. Nach Maurer.

Muskelblatt hat sich an seinem ventralen Ende wieder mit dem Cutisblatt vereinigt. An der medialen Fläche des Muskelblattes haben sich in doppeltem Sinne Weiterbildungen vollzogen. Die Grenze ist nicht mehr geradlinig, sondern vielfach eingekerbt, und diese Einschnitte erstrecken sich lateralwärts eine Strecke weit in das Muskelblatt hinein (Fig. 4). Da diese Fläche die Basalfläche des Muskelepithels darstellt, handelt es sich um Faltenbildung des Epithels, wodurch lamellöse Abschnitte gesondert werden. Längs dieser eingebuchteten basalen Fläche haben sich die ersten feinen kontraktilen Fibrillen gebildet, die im Querschnitt fast punktförmig feine, drehrunde Gebilde darstellen. Bei dem charakteristischen Wachstum des Muskelepithels handelt es sich somit um eine Oberflächenvergrößerung, durch welche eine große Zahl von Fibrillen im kleinsten Raume gebildet werden können. Sehr bald (Embryo von 6 mm Länge) kommt es dann zur Sonderung der lamellösen Epithelbezirke, indem die Einfaltungen lateralwärts durchschneiden. Dann sind die späteren Muskelbänder voneinander gesondert. Ein jedes enthält im Innern noch indifferentes Plasma mit einer größeren Anzahl von Kernen und besitzt an der Oberfläche einen Mantel von kontraktilen Fibrillen in einfacher Lage (Fig. 5).

Das Cutisblatt stellt noch eine geschlossene Lage platter Epithelzellen dar. Es folgt nun ein beträchtliches Breitenwachstum der einzelnen Muskelbänder, und es quillt medial wie lateral das Plasma zwischen den Fibrillen vor, so daß der Fibrillenmantel kurze Zeit medial wie lateral geöffnet ist. Bald schließt er sich dauernd. In diesem Stadium ist noch kein Bindegewebe zwischen die einzelnen Muskelbänder ein-

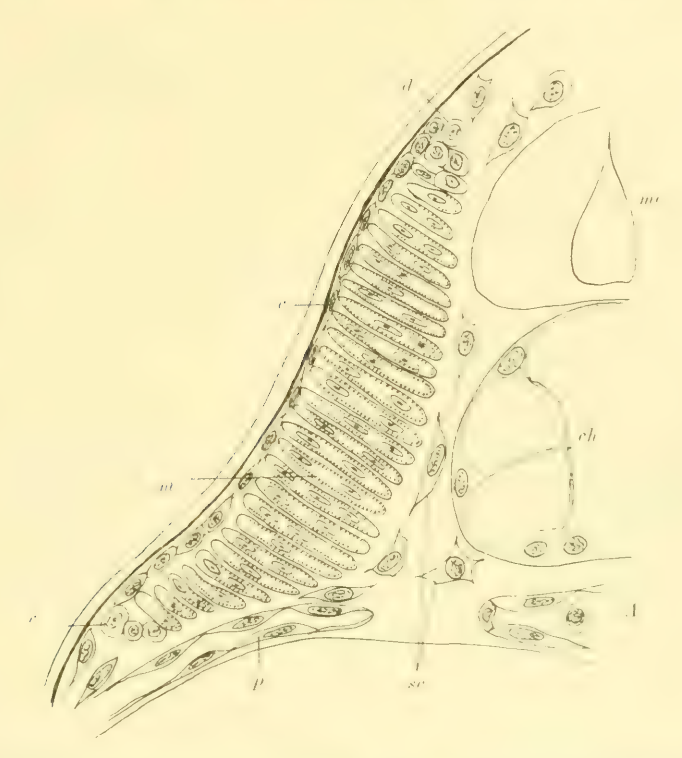


Fig. 5. Petromyzonlarve, 6 mm lang, Rumpfquerschnitt, linke Hälfte. *m* Muskelbänder. *sc* axiales Bindegewebe aus dem Sklerotom hervorgegangen. Bezeichnungen s. Fig. 4 Nach MAURER.

gedrungen. Dies erfolgt erst bei 7 mm langen Embryonen. Das Cutisblatt hat sich in einzelne Elemente aufgelöst, und die Bindegewebszellen des Sklerotoms findet man in der Umgebung der Chorda. Es dringen von diesem medialen, wie von jenem lateralen Bindegewebskeim Zellen zwischen die Muskelbänder, so daß man eine feine Stützlamelle nachweisen kann, welche einzelne abgeplattete Kerne enthält.

Die weitere Ausbildung der Muskelelemente beruht auf Vermehrung der kontraktilen Fibrillen. Schon in dem zuletzt geschilderten Stadium findet sich innerhalb des ersten peripheren Fibrillenmantels ein zweiter aus feineren Fibrillen, die nicht durch Längsteilung aus den erstgebildeten entstanden sind, sondern als eine Neudifferenzierung des Plasma erscheinen (Fig. 6).

Die weitere Ausbildung konnte ich an jungen Ammocoetes beobachten, welche eine Länge von 8 cm besaßen. Während in jedem Muskelsegment die meisten Kästchen oder Bänder eine hohe Ausbildung

zeigen, bestehen am dorsalen und ventralen Ende eines jeden solchen Segments noch Vegetationspunkte. An diesen findet eine fortwährende Neubildung von Muskelbändern statt. Man sieht hier Zustände, welche genau dem zuletzt beschriebenen Befunde entsprechen, und kann z. B., von der dorsalen Kante aus abwärts gehend, nebeneinander alle Entwickelungszustände dieser kontraktilen Elemente bis zum fertigen Muskelbande verfolgen.

Dabei zeigt sich, daß unter allseitigem Wachstum eines Muskelbandes eine Vermehrung der Kerne und des Protoplasma, sowie eine fortschreitende Weiterbildung feiner kontraktiler Fibrillen erfolgt. Die Fibrillen erfüllen aber ein solches Band nicht gleichmäßig, sondern es lassen sich konzentrisch umeinander gelagerte Schichten, Zonen erkennen. Die Kerne liegen überall zerstreut im Sarkoplasma, in welches die Fibrillen eingelagert sind. Die genannten Zonen sind als Wachstumsbildung zu betrachten. Es findet eine fortschreitende Weiteranbildung von Fibrillenschichten in jedem Muskelbande statt. Dadurch kommt allmählich eine Struktur zu stande, die schon von Stannius, Schneider, Grenacher beschrieben wurde. Bei Ammocoetes ist mit dem Zustand, wie ihn Fig. 7a darstellt, der Höhepunkt der Ausbildung eines Muskelbandes erreicht. Damit ist aber die Entwickelung nicht abgeschlossen. Vielmehr tritt noch eine Weiterbildung von großer Bedeutung mit der Metamorphose des Ammocoetes zu Petromyzon ein. Ein jedes Muskelband von Ammocoetes ist zwar abgeschlossen und umhüllt von einer bindegewebigen Hülle, die Kerne enthält, es dringt aber ins Innere eines Bandes kein Bindegewebe ein. Bei Petromyzon wird dies anders. Hier ist von außen her Bindegewebe zwischen die Fibrillen der äußersten Zone eingedrungen, wodurch diese Fibrillenzone zu einer großen Zahl einzelner Komplexe gesondert wird, von welchen ein jeder als drehrunde oder leicht abgeplattete quergestreifte Muskelfaser sich darstellt (Fig. 7b). Nach innen von diesen R a n d f a s e r n (Stannius, Grenacher, Schneider) findet man noch wie bei Ammocoetes einige Zonen von Fibrillenmassen mit Sarkoplasma und Kernen. Bis dahin ist das Bindegewebe noch nicht in die Muskelbänder eingedrungen. Damit ist die Ausbildung der Muskelbänder von Petromyzon abgeschlossen.

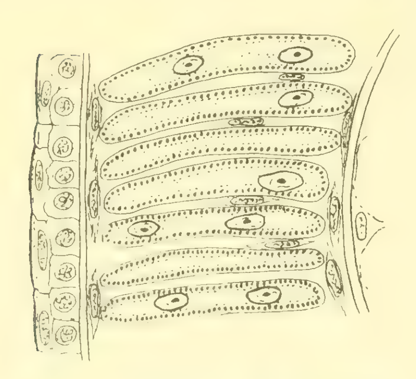


Fig. 6. Petromyzon, 7 mm lang. Querschnitt durch einige Muskelbänder. Nach Maurer.

Bei Myxine und Bdellostoma kennen wir bis jetzt nicht die ersten Entwickelungsvorgänge am Urwirbel. In späteren Stadien aber sehen wir, daß die Ausbildung, verglichen mit Petromyzon, noch einen wichtigen Schritt weitergeht. Die Muskelbänder sind auch hier stets deutlich abgegrenzt und ein jedes durch eine Bindegewebshülle umschlossen. Von dieser Hülle aber ist wieder Bindegewebe ins Innere des Bandes eingedrungen, und es beschränkt sich dies nicht auf die periphere Zone eines Bandes, sondern d e r g a n z e I n h a l t d e s

Bandes ist durch das Bindegewebe in eine große Anzahl von runden Muskelfasern zerlegt.

Betrachtet man diese Bildungsvorgänge im Zusammenhang, so ergiebt sich die Ontogenese des Muskelgewebes, wie sie sich bei Cyclostomen abspielt als ungemein bedeutungsvoll für die ganze stammesgeschichtliche Entwickelung der quergestreiften Muskelfaser bei Wirbeltieren.

Die mediale Lamelle des Urwirbels als Muskelepithel bildet den Ausgangspunkt. Durch Wachstumsvorgänge wird dieses Epithel unter Faltenbildung seiner basalen Fläche in eine große Anzahl von Bezirken erster Ordnung gesondert, von welchen ein jeder die Anlage eines späteren Muskelbandes darstellt. Die kontraktilen Fibrillen treten zuerst als einfache Lage längs der vielfach gefalteten basalen Fläche des Muskelepithels auf und stellen nach Sonderung des Epithels in Bänder einen peripheren Mantel in jedem Muskelband dar. Ein solches Band wächst alsdann in sich weiter. Es treten mehrere

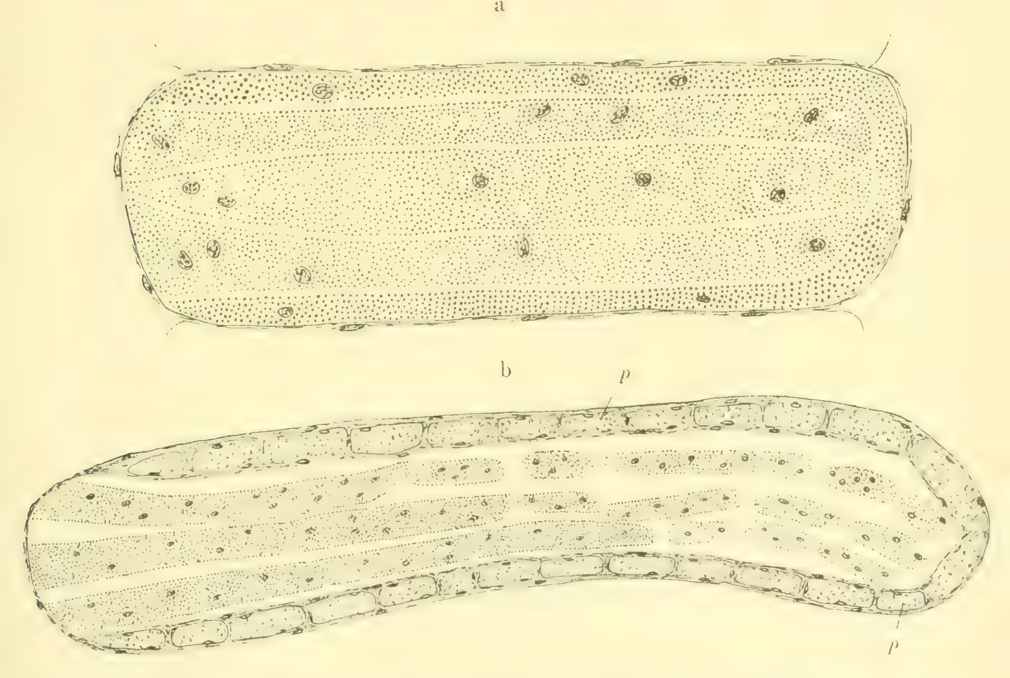


Fig. 7. Schrägschnitt durch ein Muskelband der Rumpfmuskulatur von: a Ammocoetes. b Petromyzon fluviatilis, ausgewachsen. *p* Parietalfasern. Nach Maurer.

Fibrillenzonen nach und nach auf. Dies Wachstum kann man anatomisch vergleichen mit einem wachsenden Epithel, das vom ein- auf den mehrschichtigen Zustand sich weiterbildet.

An der Oberfläche eines jeden Bandes kommt eine strukturlose Hülle zur Ausbildung, an welche sich die bindegewebige Schicht anschließt. Jene stellt das Bandsarkolemm dar. Dessen morpho-

logische Bedeutung ergiebt sich mit Hinblick auf die Entwickelung als die einer *epithelialen Basalmembran*: entspricht doch die Oberfläche des Muskelbandes der basalen Fläche des Muskelepithels, wie aus der ersten Bildung der Lamellen hervorgeht (Fig. 4).

Stellt nun ein Muskelband einen Epithelbezirk erster Ordnung dar, so sehen wir, *daß schon bei Petromyzon eine Weitersonderung eintritt, welche dieses Gebilde in kleinere Bezirke zweiter Ordnung zu zerteilen beginnt.* Hier beschränkt sich dies auf die Peripherie des Bandes, wodurch die Randfasern von der inneren noch einheitlich bleibenden Fibrillenmasse gesondert werden.

Bei Myxine und Bdellostoma wird der ganze Inhalt eines Bandes in solche Bezirke zweiter Ordnung zerlegt (Fig. 8). Diese stellen rundliche Fasern dar, welche, von Sarkolemm umgeben, eine große Zahl von quergestreiften Fibrillen enthalten. Die Fibrillen sind in Sarkoplasma eingelagert, in welchem außerdem überall zerstreut zahlreiche Kerne nachweisbar sind. Jedes solches Gebilde stellt eine typische quergestreifte Muskelfaser dar, welche sich durch die Länge eines ganzen Muskelsegmentes erstreckt. Ihr Verlauf ist parallel der Längsachse des Körpers.

Wie nun ein Muskelband bei Myxinoiden aus einer großen Zahl von Muskelfasern besteht, so ist ein fertiges Myomer aus einer großen Zahl von solchen Muskelbändern zusammengesetzt. Diese Bänder liegen nahe der Seitenlinie horizontal übereinander. Ein jedes läßt eine dorsale und eine ventrale Fläche unterscheiden. Dorsalwärts richten sich die Bänder in der Weise auf, daß allmählich ihre dorsale Fläche schräg medialwärts, ihre ventrale dementsprechend schräg lateralwärts gerichtet wird. Die bei dem Auswachsen der ventralen Myotomkante in der ventralen Körperhälfte sich bildenden Muskelbänder zeigen eine gleiche Aenderung ihrer Anordnung. Indem ihre mediale Kante sich abwärts senkt, wird auch hier die dorsale Fläche schräg medialwärts geneigt, die ventrale ist schräg lateralwärts gerichtet. Alle Muskelfibrillen verlaufen parallel der Körperlängsachse. In der speciellen Struktur der ganzen Elemente walten Verschiedenheiten. Dies betrifft die Anordnung und das relative Mengenverhältnis der Fibrillen zum Sarkoplasma. Bei Petromyzon zeigen die Randfasern der Muskelbänder eine andere Struktur als die innere Masse des



Fig. 8. Schrägschnitt durch einen Muskelbandbezirk der Rumpfmuskulatur von Myxine australis. *p* Parietalfasern. Nach MAURER.

Bandes. Erstens ist das Sarkoplasma sehr viel reichlicher in den Außenfasern, ferner sind die Fibrillen darin nicht gleichmäßig verteilt, sondern sie bilden, zu Gruppen vereinigt, sogenannte Muskelsäulchen. Auch sind die Muskelkerne nicht überall zwischen den Fibrillensäulchen im Plasma verteilt, sondern sie finden sich nur in peripherer Anordnung dicht am Sarkolemm. Auch bei Myxinoiden zeigt sich in den Muskelbändern meist eine periphere Lage derartig gebauter Randfasern, die deutlich von den im Innern liegenden Fasern verschieden sind; doch bilden sie meist keine geschlossene Schicht (Fig. 8 *p*).

Selachier. Die Differenzierung der Urwirbel bei Selachiern ist von Balfour und van Wijhe, dann am genauesten von Rabl geschildert worden, dessen Darstellung ich dem Folgenden zu Grunde lege.

Im allgemeinen findet man, daß die Urwirbel auch hier der Reihe nach von vorn nach hinten fortschreitend sich differenzieren. Die Sonderung der einzelnen Teile eines jeden Urwirbels erfolgt schon zu einer Zeit, wo die Urwirbel noch kontinuierlich mit den Parietalplatten zusammenhängen. Man hat hier von vornherein eine mediale und eine laterale Lamelle jedes Urwirbels zu unterscheiden, welchen verschiedene Aufgaben zukommen. Sie gehen in der dorsalen Urwirbelkante ineinander über. Die mediale Lamelle bildet in ihrer größten Ausdehnung die Rumpfmuskulatur aus, sie ist als Muskelblatt bezeichnet. Dieser Abschnitt geht ventral in einen kleineren Abschnitt über, welcher zum Sklerotomdivertikel wird und die Anlage des axialen Bindegewebes darstellt. Die laterale Lamelle des Urwirbels liefert das Bindegewebe der Lederhaut, nach Rabl nur im dorsalen Teil des Rumpfes, es wird als Cutisblatt bezeichnet. Die Wandung des Urwirbels ist zunächst eine rein epitheliale. Zwischen die laterale und mediale Lamelle erstreckt sich dorsalwärts das Cölom als feiner Spalt (Fig. 9). Der Beginn der Differenzierung ist ein Höherwerden der Zellen des medialen Muskelblattes. Daran schließt sich die Ausbildung von kontraktilen Fibrillen im basalen Teil der Zellkörper. Das Epithel ist dann schon nicht mehr ganz einfach, sondern die Kerne zeigen sich vermehrt und lassen eine eigentümliche Anordnung erkennen, auf deren Bedeutung ich noch zurückkomme (Fig. 9a u. b). Dies findet sich bei Embryonen mit 26—27 Urwirbeln. Das Sklerotomdivertikel bildet sich bei Embryonen mit 34—35 Urwirbeln aus. Es schieben sich von ihm aus Zellen zwischen Chorda und basaler Fläche des Muskelblattes empor (Fig. 9c). Das Muskelblatt zeigt in diesem Stadium, daß die ersten Muskelfibrillen in dem Teil der medialen Urwirbellamelle auftreten, welcher der Chorda angeschlossen ist. Dorsalwärts davon besteht noch ein Teil der medialen Urwirbellamelle in indifferentem epithelialen Zustand.

Der Urwirbel wächst in der nächsten Zeit unter Verdickung des Muskelblattes und weiterem Emporwachsen der Sklerotomzellen dorsalwärts aus. Auch jetzt erstreckt sich das eigentliche Muskelblatt, soweit kontraktile Fibrillen entwickelt sind, noch nicht weit über die Chorda ab- und aufwärts. Die dorsale Urwirbelkante ist aber über die Hälfte des Medullarrohres emporgewachsen. Die Elemente des Sklerotoms sind noch nirgends mit den gleichen Zellen der Gegenseite in Verbindung getreten. Das Cutisblatt ist noch eine einfache Cylinderzellenlage, die nur Unregelmäßigkeiten zeigt, insofern die Zellkörper gegen das Ektoderm zu Fortsätze ausgesandt haben. Die basale Anordnung der kontraktilen Fibrillen im medialen Teil des Muskelblattes ist sehr deutlich. Die Kerne der Muskelepithelzellen liegen lateral

gegen die Urwirbelhöhle zu, also nahe der freien Oberfläche der Zellen. Bei einem Embryo mit 74 Urwirbeln ist das Sklerotom vom Urwirbel

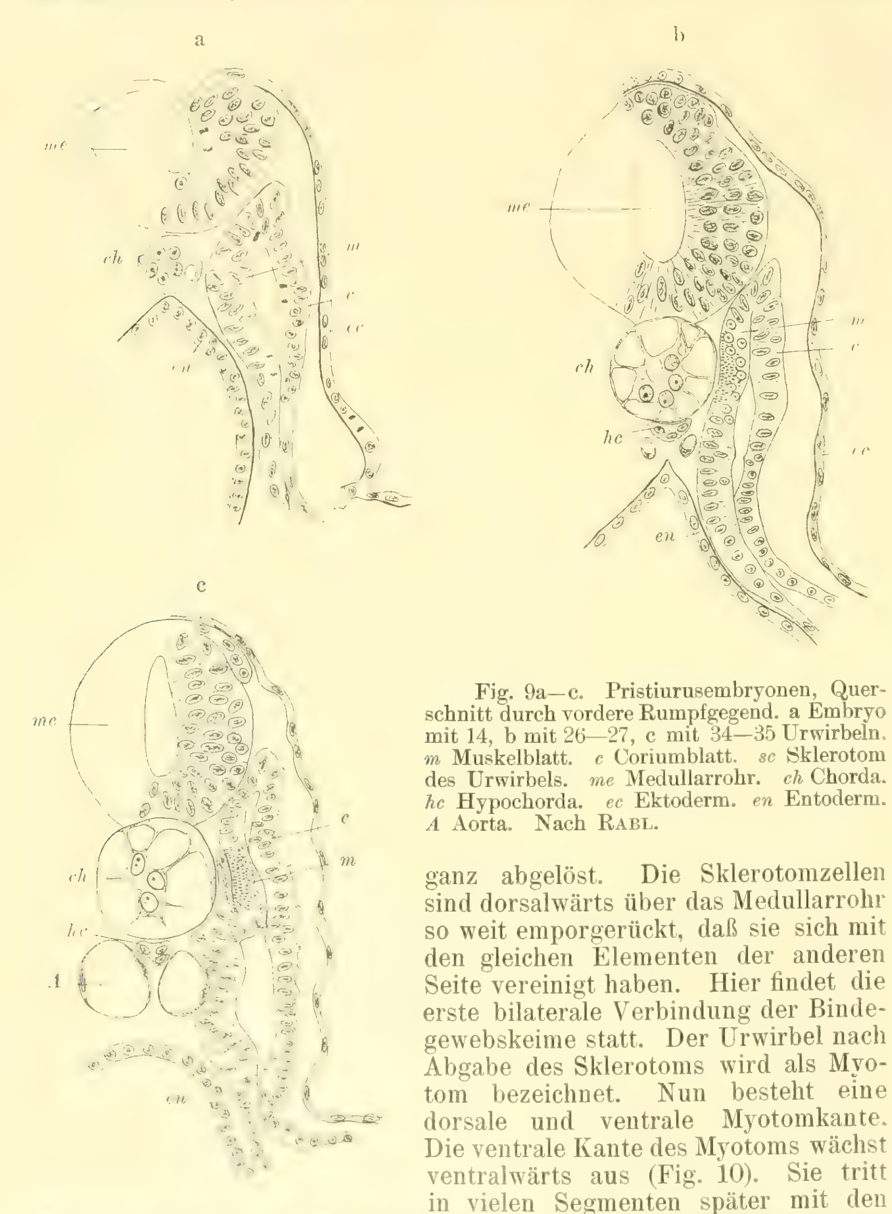


Fig. 9a—c. Pristiurusembryonen, Querschnitt durch vordere Rumpfgegend. a Embryo mit 14, b mit 26—27, c mit 34—35 Urwirbeln. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt. *sc* Sklerotom des Urwirbels. *me* Medullarrohr. *ch* Chorda. *hc* Hypochorda. *ec* Ektoderm. *en* Entoderm. *A* Aorta. Nach RABL.

ganz abgelöst. Die Sklerotomzellen sind dorsalwärts über das Medullarrohr so weit emporgerückt, daß sie sich mit den gleichen Elementen der anderen Seite vereinigt haben. Hier findet die erste bilaterale Verbindung der Bindegewebskeime statt. Der Urwirbel nach Abgabe des Sklerotoms wird als Myotom bezeichnet. Nun besteht eine dorsale und ventrale Myotomkante. Die ventrale Kante des Myotoms wächst ventralwärts aus (Fig. 10). Sie tritt in vielen Segmenten später mit den Extremitätenanlagen in Beziehung, für welche sie Muskelknospen abgiebt, sie enthält ferner die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur. RABL bestreitet, daß die laterale Myotomlamelle an der Bildung von Elementen der quergestreiften Rumpfmuskulatur teilnimmt, wie dies VAN WIJHE und ZIEGLER angeben. Sie bildet vielmehr lediglich Bindegewebe aus.

Die ventrale Myotomkante wächst sehr rasch ventralwärts aus.

bis sie sich in der ventralen Mittellinie fast mit der anderseitigen berührt. Dabei bilden sich in den Elementen der medialen Lamelle immer weiter quergestreifte Fibrillen aus. Eine wichtige Weiterbildung des Muskelblattes giebt Rabl noch an und bildet sie auch von einem Pristiurusembryo mit 100 Urwirbeln ab. Sie besteht in der Ausbildung vieler Einkerbungen der medialen und lateralen Fläche des Muskelblattes. In diese Einschnitte dringt sehr bald Bindegewebe zwischen die Muskelelemente ein. Auf diese Erscheinung komme ich sofort zurück bei der Schilderung der weiteren Ausbildung der Muskelelemente, wie ich sie gefunden habe. In diesem Stadium beginnt auch die Cutislamelle ihren epithelialen Charakter aufzugeben und sich in verästelte Bindegewebszellen aufzulösen.

Der ausgewachsene Pristiurus besitzt nach Rabl 137—140 Urwirbel, und zwar 39 Rumpf- und 98 Schwanzwirbel.

Die Auflösung der Cutislamelle beginnt in der Mitte und schreitet dorsal- und ventralwärts fort. Hierbei macht Rabl noch eine Mitteilung hinsichtlich des Verhaltens der Cutislamelle des herabwachsenden Teiles des Myotoms in der ventralen Körperhälfte. Dieser herabwachsende Teil lagert nicht dem Ektoderm dicht an, sondern rückt in eine Masse verästelter Bindegewebszellen hinein, welche von der Somatopleura aus gebildet wurden. Diese stellen somit die Grundlage der Lederhaut der ventralen Rumpfhälfte dar. Es liegt hierin ein Unterschied gegenüber dem oben nach Hatschek geschilderten Verhalten bei Amphioxus, wonach das herabwachsende Myotom auch die Coriumanlage der ventralen Körperhälfte bilden soll.

Nun beginnt eine weitere Sonderung am Muskelblatt, die zu der Trennung der dorsalen und ventralen, der epaxonischen und hypaxonischen Muskulatur führt. Rabl fand bei Selachiern eine Beziehung zu dem sich ausbildenden Ramus lateralis vagi. Die einfache Muskelplatte wird bei 25 mm langen Embryonen von der lateralen Seite her eingeknickt. Diese Einknickung geht Hand in Hand mit dem Tieferrücken des genannten Nerven, der mit dem Ektoderm zuerst innig verbunden, von diesem abrückt und in die Tiefe zwischen die Muskelmasse eindringt. Bei Embryonen von 25,3 mm Länge ist die Einknickung so weit gediehen, daß eine völlige Trennung in eine dorsale und ventrale Muskelhälfte im ganzen Bereiche des Rumpfes erfolgt ist. Der ramus lateralis vagi verläuft zwischen den beiden Muskelgruppen und liegt der Chorda viel näher als der äußeren Körperoberfläche. Man hat sich indessen zu hüten, diese Lagerung des Nerven als Ursache der Muskeltrennung schlechthin aufzufassen, da bei Teleostiern die gleiche Trennung der Muskulatur erfolgt, während der Nerv seine subektodermale Lage beibehält.

Die weitere Ausbildung der Muskelelemente, welche aus dem Muskelblatt des Myotoms hervorgehen, habe ich (1894) an Torpedo, Heptanchus und Mustelus untersucht. In der Auffassung der Differenzierung des Urwirbels stimme ich mit Rabl völlig überein. Nur die mediale Lamelle des Myotoms ist muskelbildend, die laterale Lamelle löst sich zu Bindegewebe auf. Von Bedeutung erscheinen mir die auch von Rabl geschilderten Einkerbungen an dem stark in die Dicke gewachsenen Muskelblatt. Diese Einkerbungen sind nämlich die ersten Andeutungen von einzelnen Abschnitten, welche auch bei Selachiern später als Muskelbänder hervortreten und mit den gleich benannten Gebilden der Cyclostomen übereinstimmen. Es ist von

großer Bedeutung, daß diese Sonderung zuerst am epithelialen Gewebe des Muskelblattes selbst auftritt, bevor Bindegewebe dazu eine Beziehung erhält. So entstehen also auch hier Faltungen am Muskelepithel. Daß diese in gewisser Regelmäßigkeit auftreten, zeigt Fig. 10 an einem Torpedoembryo von 15 mm Länge. Während bei einem Torpedoembryo von 7 mm Länge noch kaum Bindegewebe zwischen die Elemente des Muskelblattes eingedrungen ist, zeigt die Fig. 10, daß hier von der medialen Fläche her zahlreiche Bindegewebszellen, welche vom Sklerotom abzuleiten sind, in die Einkerbungen des Muskelblattes eingerückt sind. Die Bandabschnitte der Muskulatur werden dadurch deutlich. Ihr Inhalt ist indessen schon jetzt von dem

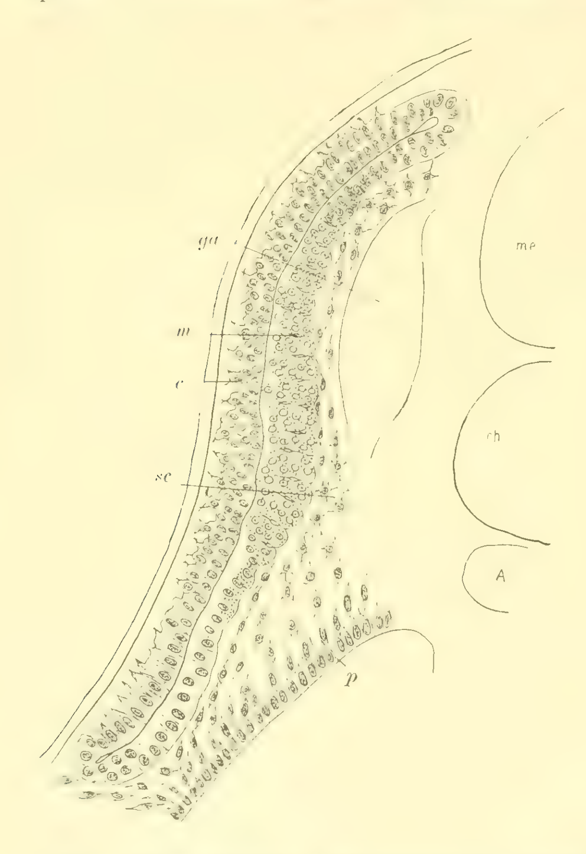


Fig. 10. Torpedo, Embryo 15 mm lang. Schnitt durch das 5. linke Rumpfsegment. *sc* axiales Bindegewebe. *ga* Spinalganglion. *p* Somatopleura. Sonstige Bezeichnungen s. Fig. 9. Nach Maurer.

Inhalt eines Petromyzon-Muskelbandes wesentlich verschieden. Wenn auch zweifellos die ersten kontraktilen Fibrillen im basalen Teil der Muskelepithelzellen gebildet werden, so sind doch zur Zeit, da das Bindegewebe in die Einkerbungen des Muskelblattes eindringt, alle Elemente des letzteren resp. deren Plasma dicht mit quergestreiften Fibrillen erfüllt. Diese sind sehr fein und erscheinen im Querschnitt punktförmig. Die Kerne des Muskelblattes erscheinen eigentümlich homogen und blaß, enthalten keine geformten Chromatinbestandteile.

Ein Bandbezirk in dieser ersten Anlage ist noch unvollkommen von den angrenzenden Bezirken gesondert, da er mit diesen lateral, gegen das Cutisblatt zu, noch zusammenhängt. Der Inhalt besteht aus einer großen Anzahl von Kernen, die umgeben sind von Fibrillen. Letztere sind dem Plasma eingelagert. Ob in diesem Stadium Zellgrenzen bestehen, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden. Die meisten Autoren nehmen es an. Doch hat die Auffassung, daß in diesem Stadium das Muskelblatt ein Syncytium darstellt, ebenfalls Berechtigung, besonders wenn man spätere Entwickelungsvorgänge der Selachiermuskulatur zur Vergleichung heranzieht.

Zuvor sei noch angeführt, daß das Cutisblatt im zuletzt betrachteten Stadium sich aufzulösen beginnt, bei Embryonen von 18 mm Länge aber bis zur dorsalen Myotomkante ganz aufgelöst ist. Das Muskelblatt ist insofern weiter gebildet, als es durch Bindegewebe nun völlig in gleichartige Bänder zerteilt ist. Das Bindegewebe dringt zuerst von der medialen Seite her ein, entstammt dem Sklerotom. Dann dringt solches auch von der lateralen Seite her zwischen die Bänder, so daß auch Elemente des Cutisblattes an der Bildung dieses intermuskulären Bindegewebes teilnehmen.

Die Bandbezirke bleiben bei Torpedo nicht erhalten, sondern schon bei Embryonen von 26 mm Länge werden sie zerteilt, dadurch, daß von den die Bänder trennenden Septen reichlich Bindegewebselemente in die Bänder eindringen und sich so gleichmäßig verteilen, daß die ganze Muskelfasermasse eines Myomers einheitlich wird.

Bei einem jungen Heptanchus von 10 cm Länge bestehen noch die Bandbezirke, in deren Innerem drehrunde Muskelfasern sich finden, so daß hier die Zustände mit denen von Bdellostoma übereinstimmen. Ebenso bestehen die Bandbezirke bei Mustelus länger als bei Torpedo. Auch bei Mustelus tritt der Unterschied gegenüber Ammocoetes hervor, daß die quergestreiften Fibrillen nicht in Zonen angeordnet sind, sondern in charakteristischen Gruppen, von welchen später jede zu einer Muskelfaser wird (Fig. 11). Daß dies aber auch hier erst

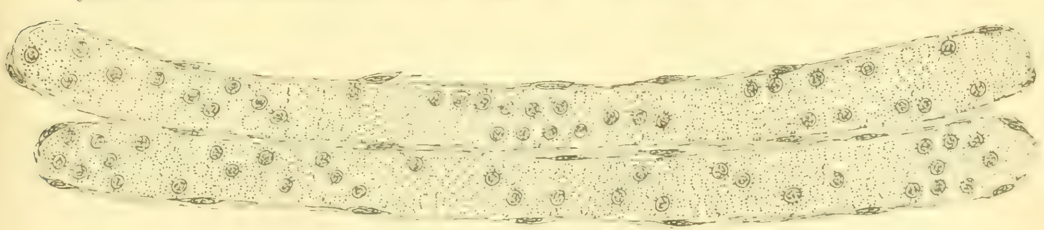


Fig. 11. Querschnitt durch 2 Muskelbänder eines jungen Mustelus von 6 cm Länge, von der Körpermitte, seitliche Bauchgegend. Nach MAURER.

ein sekundärer Zustand ist, zeigt sich aus der Vergleichung mit einem jüngeren Zustand (Fig. 10), sowie aus dem Befund an den Kanten des Bandbezirkes, welche als Wachstumspunkte noch indifferentere Verhältnisse zeigen. Durch Zerklüftung wird ein Bandbezirk in eine große Anzahl sekundärer Bezirke, drehrunde Muskelfasern, zerteilt. Wie hier am Band ein solcher Vorgang sich abspielt, so findet man bei Heptanchus fortschreitend denselben Vorgang an den Muskelfasern, welche ein Band zusammensetzen. Diese sekundären Muskelepithelbezirke werden durch Zerklüftung in tertiäre Bezirke zerlegt. Der Prozeß der Zerteilung spielt sich ohne Beteiligung des umgebenden Bindegewebes ab, das erst sekundär zwischen die durch die Zerklüftung entstandenen Fasern eindringt. Fig. 11 stellt einen solchen in Zerklüftung befindlichen Bandbezirk von Mustelus dar. Fig. 12 zeigt den Zerklüftungsvorgang an Fasern aus einem Bandbezirk von Heptanchus.

Wir sehen also hier bei Selachiern Entwickelungsvorgänge sich abspielen, welche in Vergleichung mit Cyclostomen eine Uebereinstimmung, zugleich aber eine bedeutsame Weiterbildung erkennen lassen.

Im Muskelepithel treten die quergestreiften Fibrillen in der Basis des Zellkörpers auf, werden aber sofort mehrschichtig. Durch Zerklüftung des Muskelblattes und folgendes Eindringen von Bindegewebe entstehen Muskelbänder. In diesen Muskelbändern bilden sich wieder durch Zerklüftung beim Embryo Muskelfasern. Dies ist zuerst ein Vorgang im Muskelgewebe selbst, sekundär dringt Bindegewebe ein. Endlich tritt auch an diesen Fasern ein ähnlicher Zerklüftungsprozeß ein, wodurch aus einer Faser wieder eine große Zahl jüngerer Fasern gebildet werden.

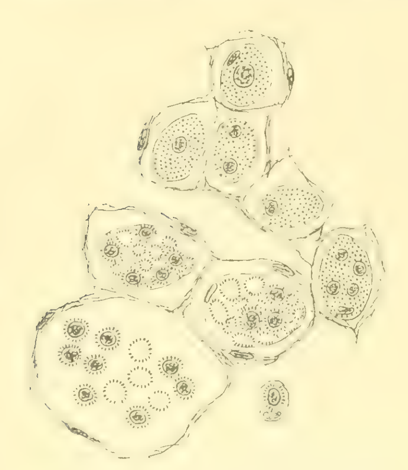


Fig. 12. Querschnitte einiger Muskelfasern in Längsteilung von Heptanchus (10 cm lang). Nach Maurer.

Auf das Muskelepithel bezogen, unterscheiden wir das Muskelband als erstes Differenzierungsprodukt, als Epithelbezirk erster Ordnung. Dessen weiteres Zerklüftungsprodukt ist die erste drehrunde Muskelfaser, ein kleinerer Epithelbezirk zweiter Ordnung, und endlich stellen die Zerklüftungsprodukte dieser erstgebildeten Muskelfasern als gleichartige, aber jüngere Fasern Muskelepithelbezirke dritter Ordnung dar.

Die Auffassung dieser kontraktilen Gebilde als Bezirke des Muskelepithels läßt auch für das Sarkolemm eine Vermutung zu, die ich schon bei Myxine angeführt habe. Die Oberfläche der Muskelbänder entspricht der basalen Fläche des Muskelepithels: hat nun das hier ausgebildete Sarkolemm die anatomische Bedeutung einer Basalmembran, und faßt man die Oberfläche jeder durch Zerklüftung aus einem Muskelband oder -faser hervorgegangenen Muskelfaser wieder als die basale Fläche dieses kleineren Muskelepithelbezirkes auf, so hat das Sarkolemm auch dieser Gebilde die gleiche Bedeutung einer epithelialen Basalmembran.

Mit dieser hier ausgeführten Auffassung stehe ich in Widerspruch mit anderen Autoren (Rabl, van Wijhe, Kästner, Kollmann), die als Grundlage einer jeden Muskelfaser eine Muskelepithelzelle ansehen. Dann würde das Muskelblatt am Selachiermyotom ein mehrschichtiges Epithel darstellen, jede Zelle wächst zu einem durch die ganze Länge des Myotoms sich erstreckenden cylindrischen Gebilde aus, und jede dieser Zellen ist die Grundlage einer späteren Muskelfaser. Zuerst bildet sich ein peripherer Fibrillenmantel im Plasma der Zelle, dann teilt sich der Kern mehrfach, und es bilden sich weitere Fibrillen aus, welche die Faser allmählich erfüllen. Das Sarkolemm ist einer Zellmembran vergleichbar. Die Bildung der Muskelbänder wird dadurch aber nicht erklärt, und eine Vergleichung mit den gleichen Gebilden bei Cyclostomen ist auch nicht wohl möglich.

Ganoiden. Die Differenzierung der Urwirbel bei Ganoiden stimmt mit dem gleichen Vorgang bei Selachiern im wesentlichen überein: auch hier ist die mediale Muskellamelle, die laterale Cutislamelle und an der medialen Kante ventral vom Muskelblatt das Sklerotom zu unterscheiden.

In betreff der Differenzierung des Muskelblattes bestehen primitivere Zustände als bei Selachiern, die sich den Vorgängen bei Cyclostomen näher anschließen. Schon BALFOUR hat geschildert, daß aus dem Urwirbel zwei Muskelschichten sich bilden, eine mediale aus der medialen Urwirbellamelle und eine laterale aus dem lateralen Cutisblatte. Ich habe später die Verhältnisse einer jungen Acipenserlarve von 7 mm Länge geschildert und abgebildet (Fig. 13). Hier ist der Urwirbel schon so weit differenziert, daß das Sklerotom sich völlig in zahlreiche verästelte Bindegewebszellen aufgelöst hat. Auch das Cutisblatt hat sich zu solchen Zellen ausgebildet. Das Muskelblatt beschränkt sich noch auf die dorsale Rumpfhälfte, doch ist ein kurzer, aus indifferenten epithelial angeordneten Zellen be-

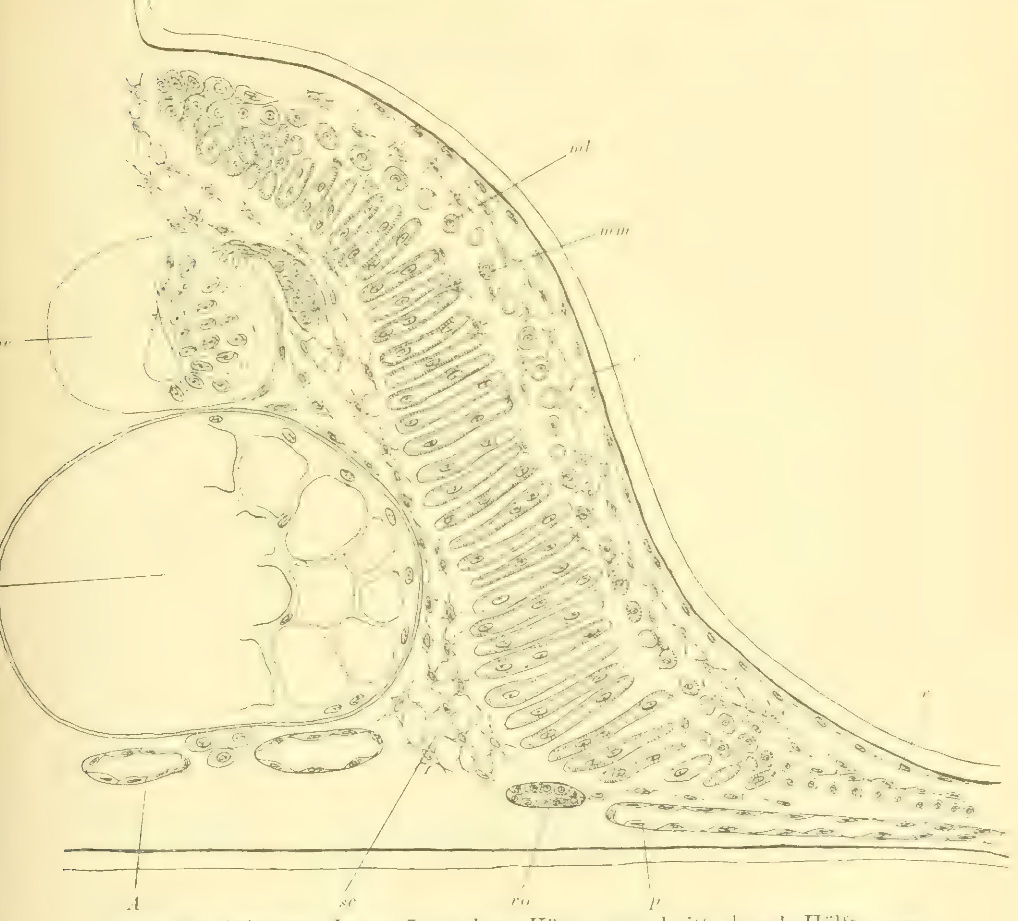


Fig. 13. Acipenser, Larve, 7 mm lang, Körperquerschnitt, dorsale Hälfte. *mm* mediale Muskellamelle. *ml* laterale Muskellamelle. *r* ventraler Myotomfortsatz. Andere Bezeichnungen siehe Fig. 9. Nach MAURER.

stehender ventraler Myotomfortsatz bereits vorhanden. Die Elemente der medialen Muskellamelle bestehen aus typischen embryonalen Muskelbändern. Diese sind horizontal angeordnet. Sie besitzen einen

peripheren Mantel von quergestreiften Fibrillen in einfacher Lage, im Inneren findet sich Protoplasma mit Kernen. An der lateralen und medialen Kante ist der Fibrillenmantel zuweilen geöffnet, und es quillt das Plasma zur Oberfläche vor: ein Beweis, daß auch hier diese beiden Kanten Wachstumspunkte darstellen. Zwischen die völlig voneinander getrennten Bänder ist Bindegewebe noch nicht eingedrungen. An der lateralen Seite beginnt allerdings hier und da eine verästelte Bindegewebszelle sich zwischen die Muskelbänder einzuschieben. Nach der dorsalen Kante zu gehen die Muskelbänder in drehrunde Fasern über. Diese bilden hier eine kompakte Masse und endigen in indifferenten Zellen, welche, lateralwärts umbiegend, in die aus dem Cutisblatt gebildeten Bindegewebszellen übergehen.

Die laterale Muskellamelle besteht aus drehrunden Fasern, welche auch nur einen peripheren Fibrillenmantel zeigen und im Centrum Plasma und Kerne enthalten. Sie sind nicht aus der lateralen Urwirbellamelle ableitbar, sondern als Abschnürungsprodukte der Muskelbänder ebenfalls Derivate des medialen Muskelblattes. Daß hier die Muskelbänder durch Faltenbildung des früher bestehenden Muskelepithels entstanden sind, zeigen die Unregelmäßigkeiten, die in diesem Stadium nachweisbar sind. Fig. 14 zeigt solche unvollkommen gesonderte Bänder oder Epithelbezirke, welche zugleich meine Auffassung der Verhältnisse bei Petromyzon bestätigen: das Muskelepithel bildet ein Syncytium, welches durch Faltenbildung von der basalen Fläche her in die Bänder als Epithelbezirke erster Ordnung geteilt wird.

Ueber die Weiterbildung des Muskelblattes eines Urwirbels kann nur ausgesagt werden, daß späterhin eine mediale mächtige und eine laterale Lage von nur geringer Dicke besteht. Beide Schichten setzen sich aus drehrunden, quergestreiften Muskelfasern zusammen. An der medialen Schicht ist keine Spur mehr von Bandbezirken unterscheidbar. Die Fasern dieser Schicht sind gleichmäßig mit feinen Fibrillen erfüllt. Das spärliche Sarkoplasma enthält Kerne überall, auch im Inneren der Faser zwischen den Fibrillen. Die Querstreifung der Fibrillen ist eine sehr feine. Die Fasern der lateralen Schicht besitzen viel reichlicher Sarkoplasma. In demselben bilden die Fibrillen, die eine sehr derbe Querstreifung zeigen, Gruppen. Sie sind zu Muskelsäulchen vereinigt. Die Kerne finden sich nur an der Peripherie der Fasern. Diese Fasern der lateralen Schicht stimmen demnach in ihrem Bau mit den Parietalfasern der Cyclostomenbänder überein. Wie die histologische Entwickelung dieses Zustandes sich vollzieht, kann bis jetzt nicht gesagt werden.

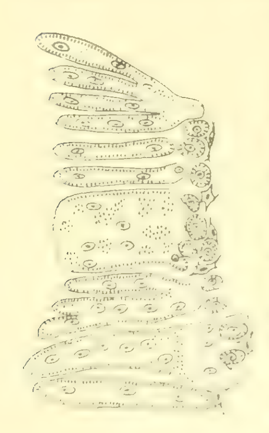


Fig. 14. Querschnitte einiger unregelmäßig zerklüfteten Muskelbänder einer Acipenserlave (7 mm lang). Nach Maurer.

Es zeigt sich nur, daß beim Stör embryonal ein Zustand besteht, welcher mit einem solchen Stadium von Ammocoetes eine weitgehende Uebereinstimmung erkennen läßt. Später aber macht dies Verhalten einem anderen Platz, das noch weiter fortgeschritten erscheint, als bei Myxinoiden.

Teleostier. Von Knochenfischen ist die Sonderung der Urwirbel genau bekannt bei Salmoniden. Die Angaben von GÖTTE, KÄSTNER stimmen überein. Ich habe später diese Vorgänge bei der Forelle verfolgt. Es stellt sich der Vorgang ebenso dar, wie bei niederen Formen. Auch hier unterscheiden wir am Urwirbel eine laterale und mediale Lamelle. Die mediale bildet das Muskelblatt und ventral von diesem das Sklerotom, die laterale Lamelle stellt das Cutisblatt dar.

Ein früher Zustand zeigt das Muskelblatt als ein mehrfach gefaltetes Epithel, in welchem noch keine kontraktilen Fibrillen sich differenziert haben. Nach anderen Autoren ist das Muskelblatt einfach als mehrschichtiges Epithel aufzufassen, ich sehe darin ein gefaltetes Epithel, und die Falten grenzen schon einzelne Bezirke ab, welche den Muskelbändern der niederen Formen vergleichbar sind. Das Sklerotom wächst von der ventralen medialen Urwirbelkante medialwärts aus. Die Urwirbelhöhle erstreckt sich eine Strecke weit in das Sklerotom. Das Cutisblatt ist ein einschichtiges kubisches Epithel. Von den Parietalplatten ist der Urwirbel bereits in diesem Stadium vollkommen abgelöst. Dieser Zustand findet sich bei 10 Tage alten Forellenembryonen, bei welchen 20—30 Urwirbel gebildet sind. Der geschilderte Befund entstammt dem 6ten Urwirbel hinter dem Gehörbläschen. Wenn die ersten quergestreiften Fibrillen auftreten, ist das Sklerotom ganz vom Urwirbel getrennt und hat sich in einzelne verästelte Bindegewebszellen aufgelöst. Das Myotom besitzt noch ein spaltförmiges Myocöl, und das Cutisblatt ist noch eine geschlossene Epithellage kubischer Zellen. Die Weiterbildung des Muskelblattes stellt sich nach GÖTTE, KÄSTNER, SCHNEIDER u. A. so dar, daß die Zellen desselben zu langen Röhren auswachsen. In dem Plasmakörper jeder dieser Zellen differenzieren sich quergestreifte Fibrillen. Diese zeigen eine polare Anordnung. Es entsteht kein peripherer Fibrillenmantel, sondern neben dem Kern bildet sich eine einzige starke Fibrille, die sich später durch Längsspaltung mehrfach teilt. KÄSTNER bezeichnet die ersten Fibrillen als Platten. Diese gehen später in Röhrchen über.

Ich finde nun, daß auch hier zur Zeit des Auftretens erster Fibrillen noch Faltenbildungen am Muskelepithel bestehen (Forelle 22 Tage nach dem Streichen). In diese Falten sind von der medialen Seite her Bindegewebszellen eingedrungen (Fig. 15). Aber auch hier betone ich, daß die Falten schon vorher bestanden, also durch Wachstums-Vorgänge des Muskelepithels selbst veranlaßt sind. Die Bandbezirke, welche durch diese Falten angedeutet sind, haben hier nur ganz kurzen Bestand. Es findet eine rasche Zerteilung des Bandbezirkes in seine Bestandteile statt, dadurch daß das Bindegewebe sich gleichmäßig im ganzen Muskelblatt verteilt.

Das zeigt sich schon bei Forellenembryonen 27 Tage nach dem Streichen. Die kontraktilen Fibrillen treten hier thatsächlich in polarer Anordnung in den Muskelelementen auf, lassen aber dabei eine specielle Lage erkennen, die nur durch die Bandbezirke verständlich wird. Fig. 15 zeigt dies. In den Muskelelementen, welche medial liegen, sind auch die ersten Fibrillen medial angeordnet. In den Elementen, welche im einzelnen Bandbezirk dorsal liegen, finden sich auch die Fibrillen dorsal, und in den ventral gelegenen Elementen eines Bandbezirkes erkennt man die Fibrillen in ventraler Lage. Betrachtet man den Bandbezirk als eine Einheit, so liegen alle Fibrillen in ihm wieder basal angeordnet, ebenso wie bei Petromyzon (vergl. Fig. 4).

Wenn unter gleichmäßiger Verteilung des Bindegewebes die mediale Myotomlamelle, das Muskelblatt, sich aus drehrunden Muskelfaseranlagen zusammensetzt, zeigen diese Fasern nicht alle gleiche Dicke, sondern die medial gelegenen Fasern sind am stärksten, ihre Dicke nimmt lateralwärts ab. In allen Faseranlagen liegen die Fibrillen einseitig wandständig, also polar angeordnet.

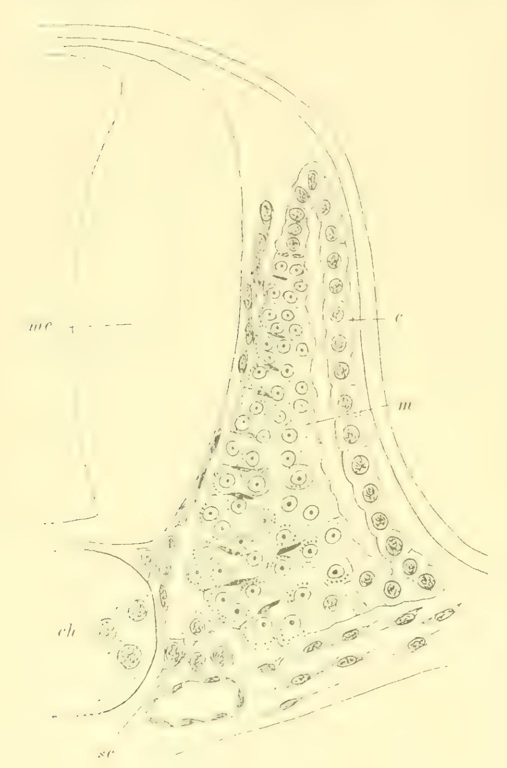


Fig. 15. Lachsembryo, 22 Tage alt. Schnitt durch den 6. Urwirbel. *me* Medullarrohr. *ch* Chorda. *m* Muskelblatt. *c* Cutisblatt des Urwirbels. *sc* axiales Bindegewebe (Sclerotom). Nach Maurer.

Nun bleibt aber diese mächtige Muskelschicht, die sich zuerst aus dem Muskelblatt des Urwirbels bildet, nicht die einzige, sondern es tritt schon sehr früh eine laterale Lage auf, die, wie bei Acipenser, zunächst aus einer einzigen Faserlage besteht. Man findet sie als einheitliche Schicht schon bei Embryonen vom Lachs, die 33 Tage nach dem Streichen dem Ei entnommen sind. Die Herkunft dieser Lage wird verschieden beurteilt. Ihre Fasern sind von großer Dicke, viel dicker als die am weitesten lateral gelegenen Fasern der medialen Schicht, an welche sie grenzen. Sie sind dabei ganz scharf von dieser gesondert. Die kontraktilen Fibrillen liegen in den Fasern der lateralen Schicht ebenfalls wandständig und zwar alle medial, die Kerne liegen lateral.

Kästner leitet diese laterale Schicht vom Cutisblatt des Urwirbels ab. Danach sondert sich dieses Blatt in 2 Lagen, eine äußere, deren Zellen sich zu Bindegewebselementen differenzieren, und eine innere Lage, welche jene Muskelelemente bildet. Gegen diese Auffassung spricht die Anordnung der quergestreiften Fibrillen. Wir wissen, daß diese stets im basalen Teil des Zellkörpers auftreten. Die basale Fläche des Cutisblattes ist aber gegen das Ektoderm zu gerichtet, es müßten demnach die Fibrillen in der lateralen Muskellage auch lateral liegen, die Kerne medial, daß es sich umgekehrt verhält, habe ich schon angegeben. Es ist ferner möglich, daß die laterale Lage von der dorsalen und ventralen Myotomkante aus abwärts und aufwärts zur Ausbildung kommt, aber auch damit stimmt die Anordnung der Fibrillen nicht überein. Ich kam dann zum Schluß, daß diese Lage, wie bei Acipenser, ein Abspaltungsprodukt des medialen Muskelblattes in dessen ganzer Länge darstellt. Die Frage nach der Herkunft dieser lateralen Schicht kann ich noch nicht als endgiltig gelöst betrachten.

Die histologische Weiterbildung der Muskelfasern bei Knochenfischen habe ich an jungen Exemplaren von Cyprinoiden studiert. Auch hier besteht z. B. bei einem jungen, 7 mm langen Exemplar von Idus miniatus die Muskelmasse der Myocomata aus drehrunden Fasern auf verschiedenen Stadien der Ausbildung. In den jüngsten Fasern nahe der dorsalen Myotomkante und an der lateralen Grenze der medialen Muskelmasse finden wir 2—3 Kerne in einer Längsreihe und neben den Kernen eine einzige mächtige quergestreifte Fibrille. Diese zerfällt durch Längsteilung in eine größere Anzahl radiär zu einander gestellter feinerer, bandförmiger Fibrillen. Diese vermehren sich weiter, rücken auseinander und bilden ein Rohr von Fibrillen. Dasselbe liegt noch seitlich von der Kernreihe. Dann vermehren sich die Fibrillen so, daß auch solche im Innern des ersten Fibrillenrohres entstehen. Die Kerne rücken auch zum Teil zwischen die Fibrillen, zum Teil bleiben sie peripher. Man hat dann innere und äußere Muskelkerne zu unterscheiden. Aus der äußersten Plasmaschicht entwickelt sich das Sarkolemm als Cuticula. Diese Bildungsvorgänge sind auf Fig. 16 dargestellt.



Fig. 16. Idus miniatus, 7 mm lang. Querschnitte durch Rumpfmuskelfasern. Entwickelung der Fibrillen. Nach Maurer.

Bei Teleostiern findet eine viel langsamere Ausbildung der Fibrillen statt als bei Selachiern, auch sind die Fibrillen dicker als bei diesen.

Dipnoer. Ueber die Verhältnisse der Dipnoer weise ich nur auf die Abbildungen von Semon hin, der junge Stadien von Ceratodus in Querschnitten dargestellt hat. Hier zeigt sich an dem jüngsten dargestellten Zustand das Sklerotom schon am Urwirbel abgelöst, und Muskel- und Cutisblatt sind zu unterscheiden (Fig. 17). Das Muskelblatt baut sich aus Muskelbandanlagen auf. Es bestehen hier offenbar ähnliche Zustände wie bei Petromyzonten und Ganoiden, jedenfalls primitivere Verhältnisse als bei Selachiern und Teleostiern. Ob schon Fibrillen in den Bandanlagen entwickelt sind, ist nicht ersichtlich. Auch hinsichtlich des Schicksals der Cutislamelle ist nichts auszusagen, da auf der Zeichnung das Gewebe der Cutis nicht dargestellt ist. Indessen erkennt man deutlich den ventralen Myotomfortsatz, welcher die Muskularisierung der ventralen Rumpfhälfte einleitet. Auch betont Semon, daß derselbe 2 Lamellen unterscheiden läßt: eine mediale, die Fortsetzung des Muskelblattes, und eine laterale in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Cutisblatt.

Diese Auffassung stimmt überein mit den Angaben Rabl's, Mollier's u. Maurer's, während nach Kästner (Amnioten), Field (Amphibien), Harrison (Teleostier) der ventrale Myotomfortsatz nur vom Cutisblatt gebildet werden soll.

Amphibien. Hier findet die Differenzierung des Urwirbels in gleicher Weise wie bei niederen Formen statt: Muskelblatt und Sklerotom bildet die mediale, Cutisblatt die laterale Lamelle. Nach Abstoßung des Sklerotoms sendet das Myotom einen ventralen Fortsatz in die ventrale Rumpfhälfte, der die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur bildet.

Die mediale Urwirbellamelle stellt eine mehrschichtige Epithellage dar. Jede einzelne Zelle ist die Anlage einer Muskelfaser. Die quergestreiften Fibrillen treten nicht als peripherer Fibrillenmantel, sondern einseitig in der Faseranlage auf.

Wir wissen durch Schneider, daß bei Perennibranchiaten im erwachsenen Zustand noch Muskelbänder (ähnlich wie bei Myxinoiden) nachweisbar sind. Es ist dies ein wichtiger Hinweis darauf, daß auch bei der Entwickelung diese Bandbezirke erkennbar sein müssen.

In histologischer Beziehung fand ich die Anuren in näherer Uebereinstimmung mit den Teleostiern, während die Urodelen einen Anschluß an die Amnioten vermitteln.

Fig. 17. Ceratodus, Embryo, Querschnitt durch das 3te Myotom. *v* ventraler Myotomfortsatz. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt. *A* Aorta, *D* Darm. Andere Bezeichnungen s. Fig. 15. Nach Semon.

Anuren. Bei Anuren (Rana, Bufo, Hyla, Bombinator, Alytes) zeigen die ersten Bildungsvorgänge eine große Uebereinstimmung. Die Urwirbel besitzen hier niemals eine einfache epitheliale Wandung. Bevor sich der Urwirbel von den Parietalplatten trennt, hat seine mediale, der Chorda zugekehrte Lamelle sich bereits so weit entwickelt, daß sie aus einer kompakten Zellenmasse besteht. Die laterale Lamelle des Cutisblattes stellt eine einfache Cylinderzellenschicht dar. Dieser Zustand besteht für Rana temporaria bei Embryonen von 3,5 mm Länge an den hinteren Myomeren, während in der vorderen Körperhälfte die Elemente des Muskelblattes schon weiter gebildet sind. Die am weitesten medial, gegen die Chorda gelegenen Elemente sind zu Bändern ausgewachsen. Ein solches Gebilde enthält 4—8 und mehr Kerne, die in Längs- und Querreihen angeordnet sind, wie bereits Remak geschildert und abgebildet hat. Lateralwärts gegen das Myocöl zu schließen sich drehrunde Faseranlagen an. Da alle Elemente dicht mit Dotterblättchen erfüllt sind, läßt sich nicht mit Sicherheit erkennen, ob hier schon quergestreifte Fibrillen gebildet

sind. Für die Art der Bildung genannter Muskelbänder bestehen zwei Möglichkeiten: entweder wächst ein jedes aus einer Zelle aus unter wiederholter Teilung des Kernes, oder es bilden die Zellen dieses mehrschichtigen Muskelepithels ein Syncytium unter weiterer Vermehrung der Kerne. Dann hat man wieder Epithelbezirke vor sich, ähnlich wie bei Cyclostomen und Ganoiden. In der Ontogenese spielt sich der Vorgang bei Anuren anders als bei Cyclostomen ab, insofern keine Einfaltung des Muskelepithels mehr zur Ausbildung kommt. Das Endresultat ist aber das gleiche wie bei Petromyzon. Der Bildungsvorgang ist cenogenetisch vereinfacht.

Bei Anurenlarven sehen wir nun, daß die angegebenen Bänder nur sehr kurze Zeit lang bestehen. Ob sie überhaupt kontraktile Fibrillen enthalten, ist fraglich. Schon bei Larven von 5 mm Länge besteht das Muskelblatt des Urwirbels aus gleichartigen, drehrunden Fasern. Jede derselben enthält eine Gruppe einseitig angeordneter, quergestreifter Fibrillen, neben einer Reihe von 2–3 Kernen. Die weitest entwickelten Fasern liegen medial, nahe der Chorda, jüngere, zum Teil nur einen Kern enthaltende Faseranlagen finden sich lateral gegen das Myocöl.

Kästner nimmt eine Beteiligung der Cutislamelle an der fortwährenden Neubildung junger Fasern an. Ich konnte davon nichts

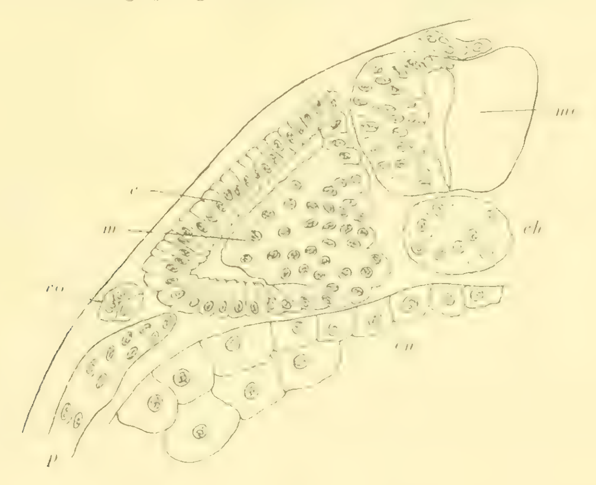


Fig. 18. Siredon pisciformis, Embryo, 5 mm lang, Schnitt durch das 12. Rumpfsegment. *ug* Urnierengang. *p* Parietalplatten. *en* Entoderm. Bezeichnungen s. Fig. 15. Nach Maurer.

nachweisen. Das Cutisblatt bildet um diese Zeit noch eine einfache Lage kubischer Zellen. Die Zeit, in welcher die ersten Fibrillen auftreten, ist nicht mit Sicherheit anzugeben, wegen der störenden Dotterblättchen. Bei Larven von 5,5 mm Länge besteht in den Faseranlagen ein dickes Bündel feiner Fibrillen in einseitiger Lage und diese Fasern entwickeln sich in ähnlicher Weise weiter, wie es bei Knochenfischen sich findet.

Ein interessantes Bild bieten Froschlarven von 8 mm Länge. Hier lassen sich, da Bindegewebe zwischen die Elemente des Muskelblattes eingedrungen ist, wieder Bandbezirke unterscheiden, und die Anordnung der Fibrillen ist eine ähnliche, wie ich es oben von der Forelle schilderte: in den medial gelegenen Fasern findet man die

Fibrillen medial, in den dorsal gelegenen dorsal und in den ventral angeordneten Fasern jedes Bandbezirkes ventral gelegen.

Bei älteren Kaulquappen werden die Bandbezirke undeutlich infolge gleichmäßiger Verteilung des Bindegewebes zwischen den Muskelfasern. Die Fibrillen erfüllen die ganze Faser, und die Kerne liegen zum Teil im Innern, zwischen den Fibrillen, zum Teil an der Peripherie als äußere Muskelkerne (Sarkolemmakerne).

Bei Anurenlarven kommt vom Myotom aus ein ventraler Fortsatz zur Ausbildung, welcher die ventrale Muskulatur liefert (Fig. 20). Er wird infolge der mächtigen Auftreibung der Bauchwand durch das starke Längenwachstum des Darmes bei der Kaulquappe frühzeitig vom Urwirbel abgelöst. An seiner Bildung ist sowohl Muskel- wie Cutisblatt beteiligt, die an seinem ventralen Ende ineinander umbiegen. Wie sich aus ihm die Muskelschichten der Bauchwand bilden, ist im nächsten Kapitel zu betrachten.

Das Cutisblatt bei Anuren löst sich zu verästelten Elementen auf, welche die Grundlage der Lederhaut in der dorsalen Hälfte des Körpers darstellen, außerdem auch intermuskuläres Bindegewebe liefern, indem sie zwischen die Elemente des Muskelblattes von der lateralen Seite her eindringen. Daß Elemente der Cutislamelle auch zu Muskelfasern werden, wird von einigen Autoren angegeben (Götte, Kästner, Field). Ich konnte davon nichts nachweisen.

Urodelen. Von Urodelen ist die Differenzierung des Urwirbels bei Tritonen, Siredon, Necturus und Gymnophionen bekannt. Der Vorgang ist im wesentlichen gleichartig. Bei Siredon bildet sich das Sklerotom als ein geschlossenes Divertikel mit epithelialer Wand und einer spaltförmigen Fortsetzung des Myocöls (Fig. 19). An den ersten Urwirbeln, hinter dem Gehörbläschen, erfolgt seine Bildung schon zu einer Zeit, da der Urwirbel sich noch nicht von den Parietalplatten abgelöst hat. Bei den hinteren Urwirbeln tritt die Ablösung des Urwirbels von den Parietalplatten zuerst ein. Das Sklerotom löst sich sehr rasch vom Urwirbel ab, und wenige spärliche Zellen stellen dann die erste Grundlage des axialen Bindegewebes dar.

Das Myotom, wie Rabl den Urwirbel nach Abgabe des Sklerotoms bezeichnete, besteht dann aus dem medialen Muskelblatt einer kompakten, mehrschichtigen Zellenmasse und dem lateralen Cutisblatt, das von einer einfachen Lage Cylinderzellen gebildet wird. Zwischen beiden besteht ein spaltförmiges Myocöl. Das Muskelblatt geht sowohl an der dorsalen und ventralen Kante, als auch an der vorderen und hinteren Fläche umbiegend kontinuierlich in das Cutisblatt über. Alsbald beginnt nun die Ausbildung kontraktiler Fibrillen in den Elementen des Muskelblattes. Dann wächst die ventrale Kante zum ventralen Myotomfortsatz in die ventrale Körperhälfte aus. Gleichzeitig damit beginnt die Auflösung des Cutisblattes in verästelte Bindegewebszellen. Auch hier nimmt nach meinen Befunden diese Lamelle nicht teil an der Bildung quergestreifter Muskelfasern.

Bei Embryonen von 3,4 mm Länge ist das Sklerotom am 5ten Urwirbel gerade gebildet, am 6ten noch nicht vorhanden. Beide Urwirbel stehen noch mit den Parietalplatten in Zusammenhang. Bei einem Embryo von 4,6 mm Länge findet man am 5ten Segment das Sklerotom ganz abgelöst, und es besteht schon ein kurzer, ventraler Myotomfortsatz. Am 6ten Segment fehlt dieser Fortsatz noch, doch ist das Sklerotom schon abgelöst. Seine Zellen sind schon zwischen Muskelblatt einerseits und

Chorda und Medullarrohr andererseits bis über die dorsale Myotomkante emporgerückt. Bei Embryonen von 5,5 mm Länge bildet sich am 12ten Urwirbel gerade das Sklerotom. Der Urwirbel ist von den Parietalplatten ganz abgelöst. Die Auflösung des Cutisblattes findet bei 6,5 mm langen Embryonen statt. Hier ist am 5ten Segment ein ventraler Myotomfortsatz bereits über die Hälfte der ventralen Rumpfwand herabgewachsen. Er läßt seine beiden Schichten erkennen, die noch aus indifferenten, epithelialen Zellen bestehen. Am folgenden Segment ist der ventrale Myotomfortsatz durch die mächtig entwickelte Vorniere vom Myotom abgelöst.

Die Umbildung des Muskelblattes zu Muskelfasern findet nach

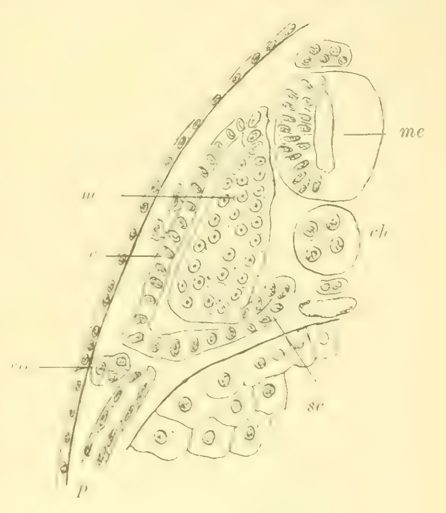


Fig. 19. Siredon pisciformis, Embryo 5,5 mm lang, Schnitt durch das 12. Rumpfsegment. *me* Medullarrohr. *ch* Chorda. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt des Urwirbels. *sc* Sklerotom. *p* Parietalplatten. *vo* Vornierengang. Nach MAURER.

GÖTTE, KÄSTNER, SCHNEIDER so statt, daß jede der Zellen dieses Blattes zu einem langen, röhrenförmigen Gebilde auswächst, welches sich durch die ganze Länge des Myotoms erstreckt. Dann kommt es zur Differenzierung von quergestreiften Fibrillen in Form eines peripheren Mantels. Der central liegende Kern teilt sich mehrfach. Jede Faser wächst demnach aus einer Zelle aus, und die Kerne liegen central in einer Längsreihe. Die Fibrillen des ersten Mantels vermehren sich. Zum Teil spalten sich die zuerst gebildeten Fibrillen der Länge nach, zum Teil differenzieren sich aus dem inneren Plasma neue Fibrillen. So wird die ganze Faser mit Fibrillen erfüllt. Die Kerne liegen zum Teil im Innern zwischen den Fibrillen zerstreut im Sarkoplasma, zum Teil an der Peripherie als Sarkolemmakerne.

Die erste Differenzierung des Muskelblattes findet schon zu einer Zeit statt, da der ventrale Myotomfortsatz noch aus indifferenten Zellen besteht.

Bei einem Siredonembryo von 5,5 mm Länge besteht das ganze Muskelblatt aus Röhren mit einfachem Fibrillenmantel. Bei 7 mm langen Embryonen treten im Inneren der Faseranlage Fibrillen auf und bei Embryonen von 9 mm Länge ist die ganze Faser mit Fibrillen erfüllt, die Kerne liegen noch alle central. Beim Embryo von 7 mm Länge ist die mediale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes schon zu Muskelröhren mit einfachem Fibrillenmantel ausgebildet. Diese Angaben beziehen sich auf die vorderen Rumpfsegmente bis zum 8. Die hinteren Segmente folgen denselben in kurzer Zeit nach.

Auf eine Besonderheit bei der ersten Differenzierung des Muskelblattes habe ich hingewiesen. Sie ist auf Fig. 18 dargestellt. Es zeigt sich auch hier, daß Einkerbungen an der medialen Seite dieses Blattes auftreten, wodurch Bandkomplexe angedeutet werden. Das fand ich schon bei Embryonen von Siredon von 3,3 mm Länge. Das

Segment ist das 6[te] hinter dem Gehörbläschen und hat noch kein Sklerotom ausgebildet.

Diese ersten Einfaltungen führen in der Regel nicht zu bleibenden Muskelbandbildungen, sind aber durch Wachstumsvorgänge des Muskelblattes selbst bedingt. Das Eindringen von Bindegewebszellen zwischen die Elemente des Muskelblattes findet von der lateralen und medialen Seite her statt. Das tritt beim Siredonembryo von 7 mm Länge ein. Von beiden Seiten sieht man einzelne verästelte Bindegewebszellen zwischen die Muskelfasern einrücken, doch ist die Mitte des Muskelblattes noch nicht erreicht. Die Muskelfasern sind in diesem Stadium vom Gehörbläschen bis zum Schwanz schon gleichmäßig in allen Segmenten so weit ausgebildet, daß sie Muskelröhren mit doppeltem Fibrillenmantel und central angeordneten Kernen darstellen.

Es sei nur noch darauf hingewiesen, daß späterhin bei einigen Perennibranchiaten nach Schneider's Angaben durch Bindegewebe wohl abgegrenzte Muskelbandbezirke bestehen. Ueber die Zeit und Art ihrer Entwickelung wissen wir noch nichts. Doch sind sie zusammen mit den ersten Einfaltungen des Muskelblattes als bedeutsamer Rest einer Differenzierung des Muskelgewebes bei dieser Gruppe zu betrachten, einer Differenzierung, die bei Cyklostomen, Ganoiden und Dipnoern noch eine größere Rolle spielt.

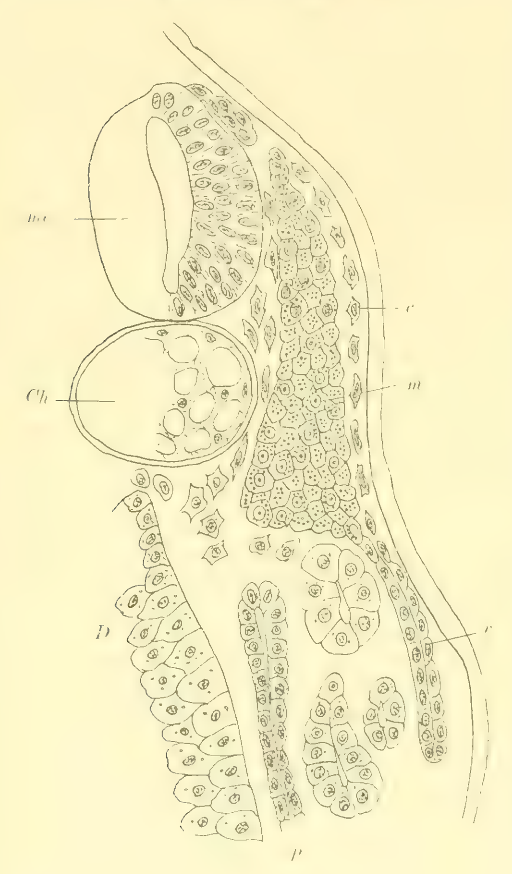


Fig. 20. Rana temporaria, Kaulquappe 5 mm lang. Querschnitt durch das 6. Rumpfsegment. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt des Urwirbels. *v* ventraler Myotomfortsatz. Andere Bezeichnungen siehe Fig. 15 u. 17. Nach Maurer.

Die weitere Ausbildung der Muskulatur soll im nächsten Kapitel behandelt werden, hier sei nur noch erwähnt, daß nach Kästner und Götte die laterale Urwirbellamelle bestimmte Teile des späteren komplizierter gebauten Muskelsystems liefert, während nach meinen Angaben das mediale Muskelblatt und die daraus fortgesetzte mediale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes mit der dorsalen und ventralen Myotomkante die gesamte Rumpfmuskulatur der Urodelen ausbildet.

Amnioten. Bei amnioten Wirbeltieren verhält sich die erste Sonderung der Urwirbel etwas anders als bei Anamnien. Der Urwirbel

besitzt zuerst kubische Form. Seine Wandung wird durch ein Cylinderepithel gebildet. Bevor weitere Differenzierungen an ihm auftreten, ist seine Höhle mit zahlreichen kleinen rundlichen Zellen erfüllt, welche den Urwirbelkern darstellen. Derselbe zeigt nähere Beziehungen zur medialen Wand des Urwirbels. Diese mediale Wand des primären Urwirbels ist nicht das spätere Muskelblatt, sondern wird mit dem gesamten Urwirbelkern zur Anlage des Sklerotoms. Die Anlage des axialen Bindegewebes ist demnach bei Amnioten viel zellenreicher, als bei Anamnien. Das charakterisiert alle Bindegewebskeime bei Amnioten.

Das Material für die Bildung des Muskelblattes ist in der dorsalen Kante und der dorsalen Lamelle des primären Urwirbels enthalten. Diese andere Anordnung hat ihren Grund in den mechanischen Verhältnissen, unter welchen die Embryonen der Amnioten in diesen frühen Stadien sich befinden. Die Keimscheibe ist zur Zeit der Differenzierung des Mesoderms noch ganz auf dem Dottersack oder der Keimblase ausgebreitet und befindet sich in einer Spannung, aus welcher sich der Embryo erst befreit in dem Maße, als er sich vom Dottersack oder der Keimblase abhebt. Dann richtet sich auch der Urwirbel auf. Der Urwirbelkern mit der medialen Zellenlamelle schiebt sich gegen die Chorda vor und löst sich in eine große Masse verästelter Bindegewebszellen auf. Von der dorsalen Kante aus bildet sich dann längs der medialen Fläche der lateralen Urwirbelwand, ventralwärts herabrückend, das Muskelblatt aus. Dasselbe besteht aus sehr zarten Zellen mit hellem Plasma und hellen großen Kernen, in welchen ein großer Nucleolus hervortritt. Indem diese Lamelle das ventrale Ende der lateralen Lamelle erreicht, wird die Masse des Sklerotoms ganz vom Urwirbel abgestoßen, und damit kommt das Myotom der Amnioten zur Ausbildung, welches ein mediales Muskelblatt, ein laterales Cutisblatt sowie eine dorsale und ventrale Myotomkante unterscheiden läßt. Das Myocöl ist nur als feiner Spaltraum zwischen den beiden Lamellen erkennbar. Während das Muskelblatt jene geschilderte, zarte Beschaffenheit zeigt, ist das laterale Cutisblatt eine sehr zellenreiche, derbe, bald sogar mehrschichtige Cylinderzellenlage. So zeigt auch dieser Bindegewebskeim eine sehr reichliche Grundlage im Gegensatz zu Anamnien. Ein ventraler Myotomfortsatz kommt auch bei Amnioten zur Ausbildung, so daß auch hier die Muskularisierung der ventralen Körperhälfte vom Myotom und nicht von den Parietalplatten geleistet wird. Hinsichtlich der Herkunft der Lamellen dieses Fortsatzes gehen die Ansichten noch auseinander. Nach vielen Autoren soll das Cutisblatt auch hier nicht bloß dermales Bindegewebe ausbilden, sondern in späteren Embryonalstadien auch Muskelgewebe bilden. Der ventrale Myotomfortsatz wird von einigen ganz vom Cutisblatt abgeleitet, während andere an seiner Bildung von der ventralen Myotomkante aus das Muskelblatt und das Cutisblatt in gleichem Maße beteiligt finden.

Reptilien. Bei Reptilien ist die erste Differenzierung der Urwirbel bekannt von Lacerta, Hatteria, Anguis, Tropidonotus, Crocodilus, Chelonia. Ich lege der folgenden Schilderung Lacerta zu Grunde. Hier findet die Differenzierung in der oben geschilderten Weise statt und zwar verläuft bei Lacerta agilis die erste Differenzierung noch am Ei im Eileiter. Bei 4 mm langen Embryonen liegen 5 Paar Urwirbel vor der vorderen Darmpforte, das 6. liegt schon im Be-

reich der Darmrinne. Die Sonderung verläuft von vorn nach hinten. Der 6te Urwirbel ist noch in völlig indifferentem Zustand, hat kubische Form und enthält einen Kern aus 4—6 Zellen. Am 5ten Urwirbel tritt die mediale Lamelle mit dem Urwirbelkern schon gegen die Chorda medialwärts vor, doch beginnt noch nicht die Bildung des Muskelblattes, es ist nur die Ausstoßung des Sklerotoms in Vorbereitung. Am 4ten Urwirbel ist das Sklerotom mehr gelockert und weiter vorgetreten, an der dorsalen Kante deuten 2 Zellen, welche gegen die laterale Coriumlamelle herabrücken, die erste Anlage eines Muskelblattes an. Der ganze Urwirbel hat sich unter stärkerer Abhebung des Embryo vom Dottersack mehr aufgerichtet. Das ist noch mehr am 3ten Urwirbel der Fall, an welchem das Muskelblatt bis zur Mitte der dorsoventralen Ausdehnung des Cutisblattes herabgewachsen ist. Das Sklerotom steht noch mit dem Urwirbel in Verbindung, ein ventraler Myotomfortsatz besteht noch nicht. Dagegen ist ein solcher schon in kurzer Ausdehnung am davor gelegenen 2ten Urwirbel entwickelt. An diesem Urwirbel ist das Muskelblatt zur

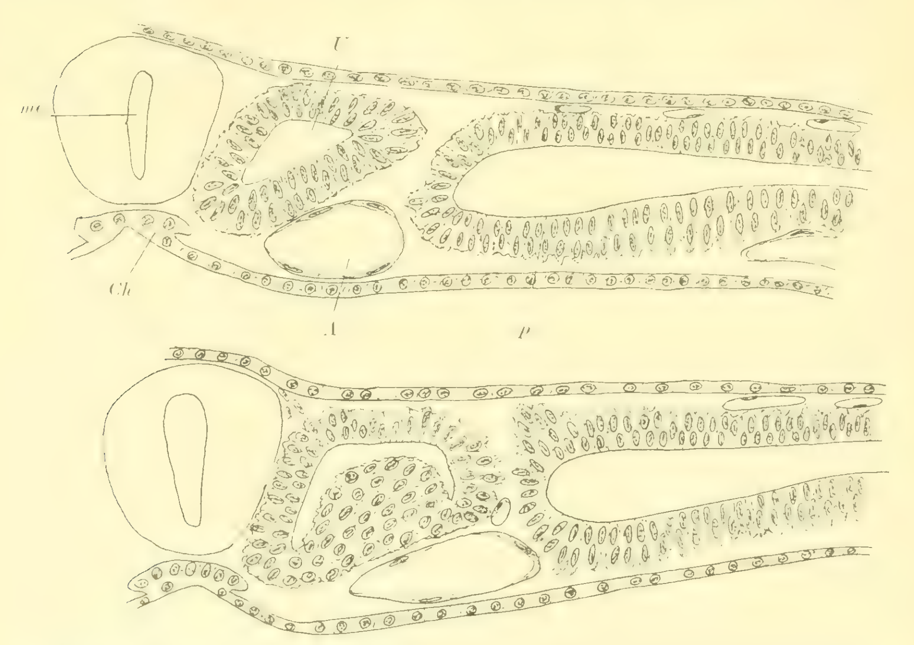


Fig. 21a und b. Kaninchenkeimscheibe, Querschnitte, a Embryo mit 10, b mit 13 Urwirbeln. Nach Rabl.

unteren Grenze des Cutisblattes herabgewachsen und hat sich in größter Ausdehnung mit diesem vereinigt. Nur vorne bleibt das ventrale Ende des nun im übrigen abgeschlossenen Myotoms noch offen. Hier werden noch einige Zeit lang Zellen ans Sklerotom abgegeben, außerdem tritt hier der Spinalnerv zum Myotom. Der 1. Urwirbel zeigt gleiches Verhalten, nur ist der ventrale Myotomfortsatz etwas weiter herabgewachsen.

Bei 7 mm langen Embryonen, die ebenfalls Eiern aus dem Eileiter entnommen wurden, befindet sich im ganzen Rumpfabschnitt

kein indifferenter Urwirbel mehr. Im vorderen Rumpfteil sind die 8 ersten Myotome an dem vorderen Teil der ventralen Kante noch offen. Die Cutislamelle läßt schon Zellen aus ihrem Verbande gegen das Ektoderm zu austreten, darunter besteht sie aber noch als geschlossene Lage. Das Muskelblatt besteht aus 2—3 Lagen von blassen Zellen. Von der medialen Seite her dringen Bindegewebszellen, dem Sklerotom entstammend, zwischen ihre Elemente ein und grenzen Bezirke ab, die man den Bandbezirken niederer Wirbeltiere vergleichen kann. Die Zellen des Muskelblattes haben schon quergestreifte Fibrillen ausgebildet. Sie treten wie bei Selachiern und Urodelen in Form eines peripheren Fibrillenmantels in der einzelnen Faseranlage auf. Jede Faser geht durch Auswachsen aus einer Zelle hervor, die sich durch die ganze Länge des Myotoms erstreckt. Der ursprünglich einfache Kern hat sich geteilt, und es liegen 2 und mehr Kerne im Centrum einer Faseranlage in einer Längsreihe angeordnet.

Die dorsale Urwirbelkante hat noch nicht die dorsale Circumferenz des Medullarrohres erreicht. Ein ventraler Myotomfortsatz ist angedeutet, aber noch nicht in die ventrale Rumpfhälfte weiter herabgerückt.

An den hinteren Rumpfsegmenten hat das Muskelblatt gerade die ventrale Kante des Cutisblattes erreicht, kontraktile Fibrillen sind noch nicht ausgebildet, und das Cutisblatt ist noch eine einfache Cylinderzellenlage. Ein ventraler Myotomfortsatz besteht noch nicht. Im Schwanzabschnitt gehen die Segmente allmählich in noch indifferente Urwirbel über. Es findet also auch hier eine von vorn nach hinten fortschreitende Ausbildung und Differenzierung der Urwirbel statt.

Betrachtet man Embryonen aus abgelegten Eiern, so zeigt sich, daß in den ersten 4 Tagen nach der Ablage die Auflösung des Cutisblattes zu embryonalem Bindegewebe im ganzen Rumpfbezirk, und zwar von vorn nach hinten fortschreitend, stattfindet. Am 5ten Tage findet sich an keinem Rumpfmyotom mehr ein geschlossenes Cutisblatt. Zugleich damit vermehren sich die Muskelfaseranlagen im Muskelblatt eines jeden Myotoms, und zwischen dieselben dringen zuerst von der medialen Seite her Bindegewebszellen ein. Durch diese bindegewebigen Elemente werden die Muskelfasermassen in Bandbezirke gesondert, die aber nur von kurzem Bestand sind.

Von den Myotomen des Rumpfes wachsen ventrale Fortsätze aus, welche die Muskulatur der Bauchwand und der Extremitäten liefern. Nach den Angaben von van Bemmelen und Corning treten die 5 ersten Myotome zum Zungenbein-Kiemenbogenapparat in Beziehung. Vom 6ten—13ten Myotom werden Fortsätze in die Anlage der vorderen Extremität abgegeben. 27tes—32tes Myotom senden Muskelknospen in die Anlage der hinteren Extremität. 14tes—26tes Myotom beteiligen sich mit ihren ventralen Fortsätzen nur an der Bildung der ventralen Muskulatur der Rumpfwand. Wir finden, daß am 2ten Tage nach der Eiablage die ventrale Kante des Myotoms erst um ein weniges lateralwärts über die Umschlagfalte des Haut- in das Darmfaserblatt ausgewachsen ist. Die dorsale Kante erreicht noch nicht die dorsale Circumferenz des Medullarrohres. Schon 2 Tage später ist der ventrale Myotomfortsatz nicht nur weiter herabgewachsen, sondern zeigt schon eine Beziehung zur Rippenanlage und ein verschiedenes Verhalten seiner beiden Lamellen, welche ventral in einander umbiegen.

Die mediale Lamelle zeigt ihre Zellen lang ausgewachsen, und in ihrem Plasmakörper ist ein peripherer Mantel quergestreifter Fibrillen entstanden. Sie bildet sich in kontinuierlicher Fortsetzung des medialen

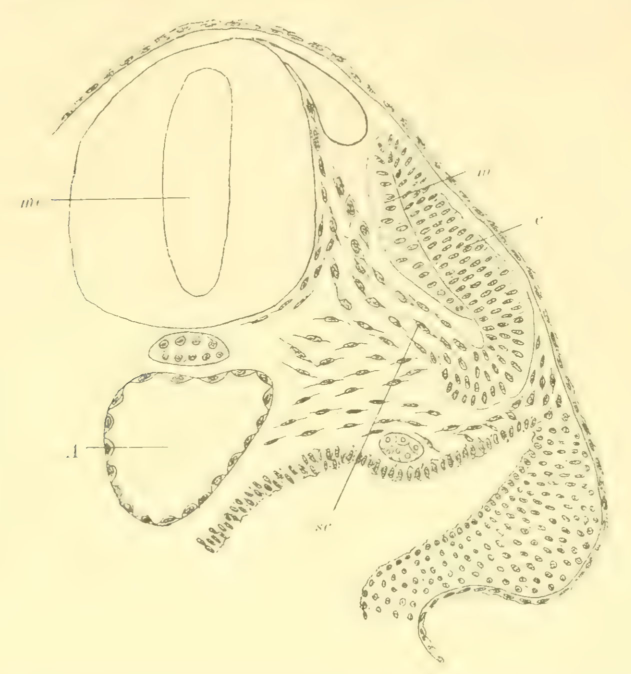


Fig. 22. Menschlicher Embryo (3. Woche). Senkrechter Schnitt durch die rechte Rumpfhälfte. *m* Muskelblatt, *c* Coriumblatt des Urwirbels. *sc* Sclerotom. Nach Kollmann.

Muskelblattes zuerst zu Muskelfasern heran. Die laterale Lamelle als Fortsetzung des Cutisblattes besteht noch aus indifferentem einschichtigen Cylinderepithel. In der Folge wächst nun der ventrale Myotomfortsatz weiter aus, zugleich damit aber findet die Differenzierung seiner Bestandteile zu den komplizierten Schichten der ventralen Rumpfmuskulatur statt, für welche er das ganze Material enthält. Das Genauere hierüber folgt im nächsten Kapitel, hier sei nur noch hervorgehoben, daß diese Vorgänge während der ganzen Dauer der Entwickelung im Ei sich abspielen. 30 Tage nach der Ablage (am 31ten Tage verläßt das Junge das Ei) findet man die Muskelschichten fertig gebildet und die beiderseitigen Recti sind fast bis zur Berührung in der ventralen Mittellinie, der Linea alba, einander genähert.

Vögel. Beim Vogel bilden sich die Urwirbel genau so aus, wie bei Reptilien. Die Vorgänge sind bekannt geworden durch Kölliker, His, Paterson, Wilson, Rabl, Kästner, Kollmann, Fischel und Engert.

Wie die Bildung der Urwirbel von vorn nach hinten fortschreitend erfolgt, so finden auch die Differenzierungsvorgänge des einzelnen Urwirbels am ersten Segment zuerst statt und spielen sich in gleicher Weise fortschreitend auch an den hinteren Metameren ab. Die kubischen Urwirbel bergen einen Urwirbelkern. Die ganze mediale Wand

mit diesem Kern wird als Sklerotom abgestoßen. Zugleich damit hebt sich der Embryo vom Dotter ab und der Urwirbel richtet sich auf, wobei das Myotom unter Ablösung des Sklerotoms entsteht. Das Muskelblatt wächst von der dorsalen Kante längs der medialen Fläche der äußeren Urwirbellamelle herab und vereinigt sich an deren ventraler Kante mit dieser. Dieser Vorgang spielt sich am 3ten Brüttage ab. Wir unterscheiden dann an jedem Myotom eine mediale und eine laterale Lamelle, Muskel- und Cutisblatt, sowie eine dorsale und ventrale Myotomkante, an welchen beide Lamellen in einander übergehen.

Die zarten Elemente des Muskelblattes strecken sich, bilden einen Fibrillenmantel aus und alle Beobachter geben an, daß jede einfache Zelle zu einer embryonalen Muskelfaser auswachse.

Das Cutisblatt ist bis zum 3ten Tage eine epitheliale Lamelle. Vom 3ten–5ten Tage findet ihre Auflösung zu verästelten Zellen statt. Diese beginnt an jedem Segment etwas unterhalb der Mitte und schreitet dorsal- wie ventralwärts fort (Rabl).

Das weitere Verhalten des Cutisblattes wird verschieden beurteilt: nach Kästner dringen seine Elemente zwischen die Zellen des Muskelblattes ein und beteiligen sich an der Bildung von Muskelfasern. Kollmann giebt an, daß sich das Cutisblatt als schmaler Streifen erhalte und sich später in die Bauchwand vorschöbe, um den ventralen Teil des Seitenrumpfmuskels zu bilden. Paterson läßt es unentschieden, ob die Elemente des Cutisblattes auch Muskelfasern ausbilden. Engert läßt nur Bindegewebe daraus hervorgehen.

Auf eine weitere wichtige Differenzierung habe ich unlängst hingewiesen. Wenn unter Vermehrung der Muskelfaseranlagen das Muskelblatt eine größere Dicke besitzt, dringt von der medialen Fläche her Bindegewebe in Form einzelner Zellen zwischen die

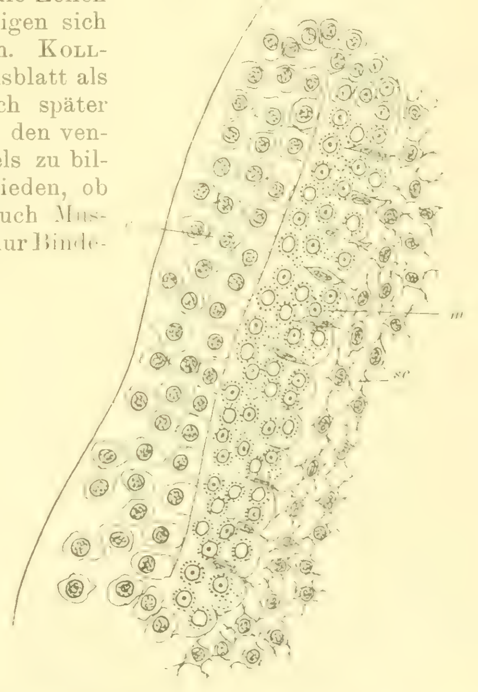


Fig. 23. Kaninchenembryo (5,6 mm Nacken-Steißlänge). Senkrechter Schnitt durch das 7te Myotom. *c* Coriumblatt in Auflösung. *m* Muskelblatt. *sc* axiales Bindegewebe. Nach Maurer.

Muskelfasern ein. Dadurch wird das ganze Muskelblatt in Bandbezirke wie bei niederen Wirbeltieren zerlegt. Diese sind am 5ten Brüttage gut erkennbar, schwinden aber rasch, indem das Bindegewebe sich gleichmäßig zwischen den Muskelfasern verteilt.

Während in dieser ersten Sonderung der Urwirbel eine Uebereinstimmung mit den entsprechenden Vorgängen bei Reptilien und somit auch mit niederen Wirbeltieren hervortritt, ist in der Art und Weise der Ausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur und der Mus-

kulatur der Extremitäten eine Verschiedenheit von niederen Formen nicht zu verkennen. Wir wissen dies durch Kollmann, Paterson, Fischel, Engert.

Der wesentliche Unterschied gegenüber niederen Formen zeigt sich darin, daß beim Vogel (und wie wir sehen werden, ebenso bei Säugetieren) kein geschlossener aus epithelialen scharf abgegrenzten Lamellen bestehender ventraler Myotomfortsatz zur Ausbildung kommt. Fischel, der diesen Unterschied zuerst genauer präzisierte, giebt an, daß ein diffuser Austritt von Zellen aus der ventralen Myotomkante stattfinde. Diese Zellen mischen sich mit den Zellen, die sich aus der Somatopleura abgelöst haben und dies Zellengemisch bildet die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur. Nach Kollmann ist das Material für die Bildung der ventralen Muskulatur in den Zellen des Cutisblattes zu erblicken. Nach Engert bildet auch hier sowohl das Muskelblatt als auch das Cutisblatt ventralwärts herabrückend die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur. Längere Zeit, bis zum 6ten Bebrütungstage, ist die ventrale Kante des herabwachsenden Myotoms erkennbar. Dann schwindet diese Kante, aber trotzdem ist die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur eine einheitliche, vom Muskelblatt des Urwirbels kontinuierlich fortgesetzte. Da dies auch von Kölliker, Paterson und Kästner angegeben wird, ist der Unterschied gegenüber niederen Wirbeltieren kein wesentlicher. Die Sonderung der Muskelschichten ist im folgenden Kapitel zu betrachten.

S ä u g e t i e r e. Die Urwirbel der Säugetiere und des Menschen verhalten sich in ihren ersten Sonderungen wie bei anderen Amnioten. Der Urwirbel ist zuerst kubisch, mit einfach epithelialer Wandung und einem zellenleeren Hohlraum, dem Myocoel versehen (His, Rabl, v. Ebner, Kollmann). Dies findet man bei Embryonen vom 12ten–14ten Tage. In der 3ten Woche bildet sich der Urwirbelkern, dessen Elemente, von der Wand des Urwirbels stammend, das Myocoel erfüllen. Nach Rabl findet die Bildung des Urwirbelkerns von der unteren Wand des Urwirbels aus statt (Fig. 21b). Ferner differenzieren sich die Urwirbel in der vorderen Rumpfhälfte weiter, insofern nach Abstoßung des Sklerotoms das Myotom mit der bekannten zweischichtigen Wandung, dem medialen Muskelblatt und dem lateralen Cutisblatt sich ausbildet. Dieser Vorgang vollzieht sich in dem Maße als der Embryo sich von der Keimblase abhebt. Die mediale und untere Wand des Urwirbels löst sich mit dem Urwirbelkern auf, und die Zellenmasse, das Sklerotom bildend, rückt medialwärts gegen die Chorda und das Medullarrohr vor. Von der dorsalen Kante des so eröffneten Urwirbels aus bildet sich längs der medialen Fläche der äußeren Urwirbellamelle herabwachsend das Muskelblatt aus.

Auch hier tritt dieser Vorgang zuerst am ersten Urwirbel auf und schreitet nach hinten gleichmäßig fort. Beim 3 Wochen alten Embryo vom Menschen sind die Myotome in der vorderen Rumpfhälfte schon mit Muskel- und Cutisblatt fertig gebildet, während die Urwirbel der hinteren Rumpfhälfte erst gerade den Urwirbelkern entwickelt haben.

In der Mitte eines jeden Urwirbels bildet sich durch seine Eröffnung bei Abgabe des Sklerotoms die Urwirbelspalte, welche später Bedeutung erhält, insofern sie der Einlagerung der intercostalen Gefäße und Nerven dient (Kollmann). Die Bildung der ersten kontraktilen Fibrillen erfolgt auch hier schon zu einer Zeit, wo das Muskel-

blatt noch ein einfaches Epithel darstellt und zwar treten die Fibrillen im basalen Teil der Zellen auf, der Chorda zugekehrt, während die

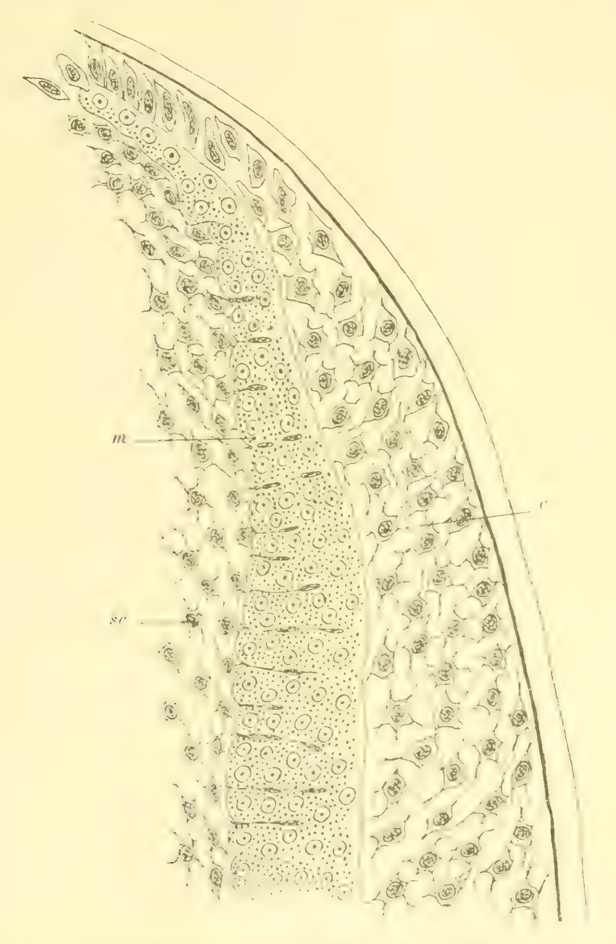


Fig. 24. Hühnchen, Embryo vom 5. Tage. Querschnitt durch einen dorsalen Myotombezirk der Rumpfmitte. Bezeichnung wie Fig. 23. Nach MAURER.

Kerne lateralwärts gegen die Myocoelspalte angeordnet sind. Dabei sind nach KOLLMANN die Zellgrenzen scharf und deutlich. Die meisten Autoren vertreten die Ansicht, daß jede Zelle zu einer embryonalen Muskelfaser auswachse.

In neuester Zeit hat aber GODLEWSKI gerade bei Säugetieren (Meerschweinchen, Kaninchen) die alte Auffassung durch seine Präparate bestätigt gefunden, „wonach die Muskelfasern nicht den einzelnen Zellen, sondern den zu einheitlichen Gebilden verschmolzenen Zellgruppen gleichwertig sind".

Ich habe in einer früheren Arbeit darauf hingewiesen, daß auch bei Säugetieren die den niederen Wirbeltieren zukommenden Bandbezirke vorübergehend nachweisbar sind. Es tritt dies in dem Stadium ein, in welchem das Muskelblatt aus mehreren Lagen von Muskel-

faseranlagen besteht und Bindegewebe zwischen diese Gebilde eindringt. Das zuerst eindringende Bindegewebe, die Anlage des Perimysium und der intermuskulären Fascien stammt aus Elementen des Sklerotoms. Es dringt von der medialen Fläche her zwischen die Muskelfaseranlagen ein und trennt bandartige Gruppen derselben voneinander ab. Das schwindet aber rasch, indem sich die bindegewebigen Elemente gleichmäßig zwischen den Muskelfasern verteilen.

Auch bei Säugetieren liefern die Myotome offenbar die Muskulatur der ventralen Rumpfhälfte. Doch sind hierüber noch genauere Untersuchungen notwendig. Die Angaben Kollmann's lauten dahin, daß hier der ventrale Myotomfortsatz nur von der lateralen Myotomlamelle, dem Cutisblatt gebildet werde. Damit würden die Amnioten und der Mensch im Gegensatz zu allen niederen Wirbeltieren stehen, was bei einem so wichtigen und in der ganzen weiteren Ausbildungsweise sich gleichartig verhaltenden Organsysteme nicht wahrscheinlich ist. Künftige Untersuchungen haben zu entscheiden, ob nicht auch bei Säugetieren eine ventrale Myotomkante herabwächst, an deren Bildung sowohl Muskel- wie Cutisblatt beteiligt sind.

II. Differenzierung des Muskelsystems.

Im vorigen Kapitel sahen wir, daß die Myotome in ihrer medialen Lamelle das Bildungsmaterial für die Skeletmuskulatur liefern. Ob dabei auch die laterale Lamelle derselben, das Cutisblatt eine Rolle spielt, ist nicht sicher erwiesen, wenn auch wenig wahrscheinlich. Das Bildungsmaterial des Muskelsystems wird nun dargestellt durch die Summe der Myomeren, es ist also von vornherein der Körpermetamerie entsprechend gegliedert. Von diesen Myomeren schließen sich die vorderen in verschiedener Zahl dem Kopf, bez. dem Visceralskelett an, treten ferner zum Antlitz in Beziehung.

Am Kopfe bestehen hinsichtlich des Muskelsystems die kompliziertesten Verhältnisse. Die ersten Myotome werden ganz in den Kopf aufgenommen und es gehen bestimmte Muskelkomplexe aus diesen, dem Kopf ursprünglich fremden Mesodermbezirken hervor. Daneben aber werden aus dem Mesoderm des Vorderkopfes selbst Muskeln gebildet. Wir sehen hier einen Kampf der verschiedenen Elemente im Grenzgebiet sich abspielen, dessen Gang und Folge durch die vergleichende Anatomie schon zum Teil gelöst ist. Die vordersten Muskeln, die des bulbus oculi, gehen ganz aus dem Mesoderm des Vorderkopfes hervor, und zwar zum Teil aus dorsalen, zum Teil aus ventralen Teilen desselben. Sie sind besonders zu behandeln. Die Muskeln des Visceralskeletts umfassen das genannte Grenzgebiet. Sie entstammen zum Teil ventralen Mesodermgebieten des Kopfes, zum Teil gehen sie aus den ersten Myotomen hervor.

Abgesehen von den genannten, vorderen, zum Kopf in Beziehung tretenden Myomeren geht aus all den weiteren Segmenten die Muskulatur des Rumpfes und Schwanzes hervor. Diese sondert sich in eine dorsale und ventrale Muskulatur. Von beiden entwickeln sich bei Fischen dorsal und ventral Muskeln der unpaaren Flossensäume. Ferner bilden sich bei allen Wirbeltieren mit 2 Paar Extremitäten die Muskeln derselben aus den ventralen Abschnitten der Rumpfmuskulatur. Als einen besonders ausgebildeten Teil des Muskelsystems stellen sich endlich die elektrischen Organe einiger Fische dar.

Somit ergiebt sich, daß der hier abzuhandelnde Stoff in folgenden Kapiteln zu betrachten ist.

a) Die Muskulatur des Kopfes. *α*) Muskeln des bulbus oculi, *β*) Muskeln des Visceralskeletes.

b) Die Muskulatur des Rumpfes und Schwanzes, *α*) die dorsale, *β*) die ventrale Gruppe.

c) Die Muskulatur der Extremitäten.

d) Die Muskulatur der unpaaren Flossensäume.

e) Die elektrischen Organe der Fische.

a) Die Muskulatur des Kopfes.

Die Entwickelung der Kopfmuskulatur kennen wir durch die Arbeiten von Balfour, Gegenbaur, Froriep, van Wijhe, v. Kupffer, Rabl, Fürbringer, Ruge, Corning u. a. Seit Balfour nahm man an, daß die Entwickelung der Muskulatur im Kopf sich anders abspiele als im Rumpf, insofern nicht nur die den Rumpfmyomeren homologen dorsalen Teile des Kopfmesoderms Muskelgewebe liefern, sondern auch die ventralen, den Parietalplatten des Rumpfmesoderms entsprechenden Abschnitte. Man trennte diese, die Muskeln des Visceralskelets als viscerale Muskeln von den dorsalen. Letztere allein wären der Rumpfmuskulatur vergleichbar. Gegenbaur hat schon hervorgehoben, daß eine größere Anzahl von Rumpfsegmenten in den Kopf aufgenommen werden. Froriep hat das dann auch für die Säugetiere zuerst embryologisch nachgewiesen. Als van Wijhe dann im Selachierkopfe die 4 vor dem Gehörbläschen sich bildenden Mesodermsegmente fand, ergaben sich daraus auch wichtige Tatsachen für die Entwickelungsvorgänge am Muskelsystem, denn in jenen Segmenten war die Anlage der Augenmuskeln enthalten.

Rabl hat dann später die Ungleichwertigkeit der van Wijhe'schen Vorderkopfsegmente und der Rumpfsomiten erkannt. Die letzteren beginnen hinter dem Gehörbläschen. Hier tritt das erste Segment des Körpers überhaupt auf. Die Kopfsegmentierung folgt erst später. Rabl hat ferner erkannt, daß in dem dem Hyoidbogen zugehörigen Muskelsegment, das vom Facialis innerviert wird, die Grundlage einer Muskelgruppe gegeben ist, die bei höheren Formen eine größere Verbreitung und Differenzierung erfährt, die mimische Gesichtsmuskulatur. Die genauere Kenntnis ihrer Ausbildungsweise verdanken wir den Arbeiten Ruge's. Fürbringer hat bei Selachiern mit Hinblick auf die Nervenwurzeln, die hinter dem Vagus aus der Medulla treten (im Bereiche des Hypoglossus) noch auf das Bestehen von 3 Myotomen vor dem ersten hinter dem Gehörbläschen gelegenen Urwirbel geschlossen, daß diese Zahl noch größer ist, haben die späteren Untersuchungen von Fürbringer selbst und Froriep gezeigt. In neuester Zeit wurde durch Froriep bei Embryonen von Torpedo nachgewiesen, daß viel früher als die van Wijheschen Mesodermsegmente im Vorderkopf auftreten, nicht nur 3, wie Fürbringer annahm, sondern 13 Somite vor dem späteren ersten Rumpfsomit bestehen (Fig. 25 u. 26). Diese lösen sich zu Zellengruppen auf, welche sich am Aufbau des Kopfes beteiligen. Für welche Organe des Kopfes sie das Material liefern ist noch unbekannt. Durch den Nachweis dieser zahlreichen Metameren ist der Gegenbaur'schen Lehre, welche im chordalen Abschnitt des Schädels eine große Anzahl von Wirbeln aufgegangen annahm (mindestens 9) ein embryologischer Beweis erbracht worden.

Am genauesten wurde die Entwickelung der metaotischen Kopfmyotome bei Selachiern von Braus untersucht. Er findet bei Spinaciden und Scylliiden 7 solche, welche ins Kopfgebiet aufgenommen werden. Bei Torpedinoiden scheinbar 8. Doch wird vom 8. nur der Nerv dem Kopf angeschlossen. Diese Myotome stimmen in ihrem Bau völlig mit Rumpfmyotomen überein. Doch lösen sie sich später auf und können ganz schwinden (z. B. bei Torpedo). Auch zeigt die Ontogenese, daß diese Somite Verschiebungen erleiden, um ins Kopfgebiet zu gelangen. Bei Myxinoiden und Petromyzonten sind erst die vordersten dieser Somite in den Kopf eingetreten, bei Amphioxus gehören sie noch sämtlich dem Rumpfe an. Die embryologischen Zustände im metotischen Kopfgebiet bei Spinaciden sind primitiver, als die bei Scylliiden. Die beiden Scylliiden sind ihrerseits ursprünglicher organisiert als die Torpediniden.

Solche vordere Urwirbel und die aus ihnen hervorgehende Muskulatur, die bei höheren Wirbeltieren, von Selachiern an aufwärts, so

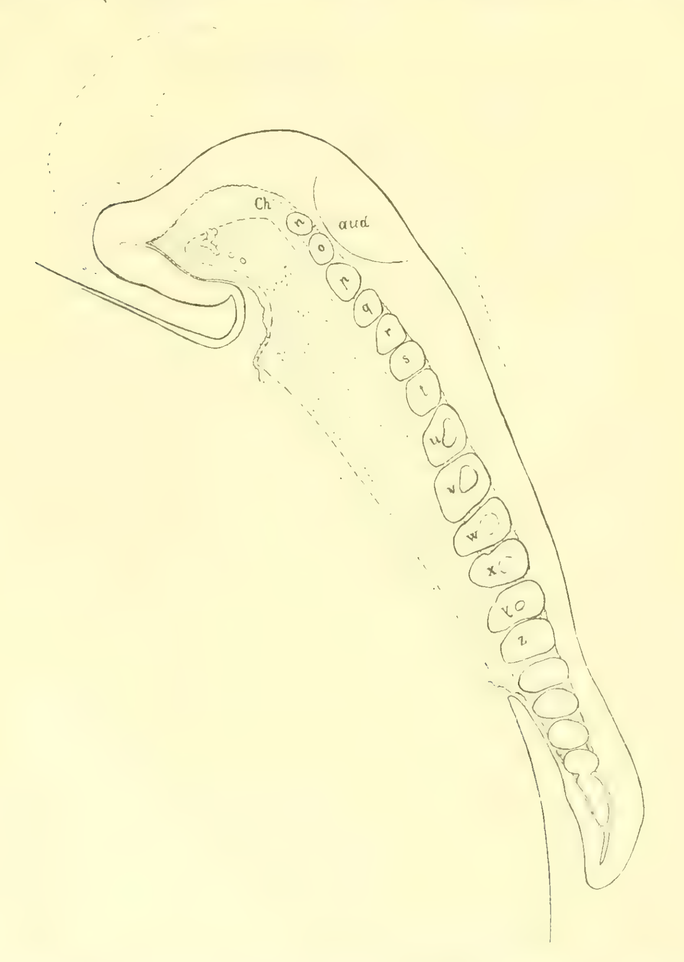


Fig. 25. Torpedo ocellata, 3 Embryonen (1,8—2,0— u. 2,2 mm lang) unter Eindeckung der Urwirbel übereinander gepaust. *Aud* Gehörfeld. *ch* centrales Ende der Chorda. *n—z* occipitale Urwirbel. Nach Froriep.

vollkommen in den Kopf aufgegangen sind, daß man sie ganz scharf von der Muskulatur des Rumpfes sondern kann, zeigen sich bei Amphi-

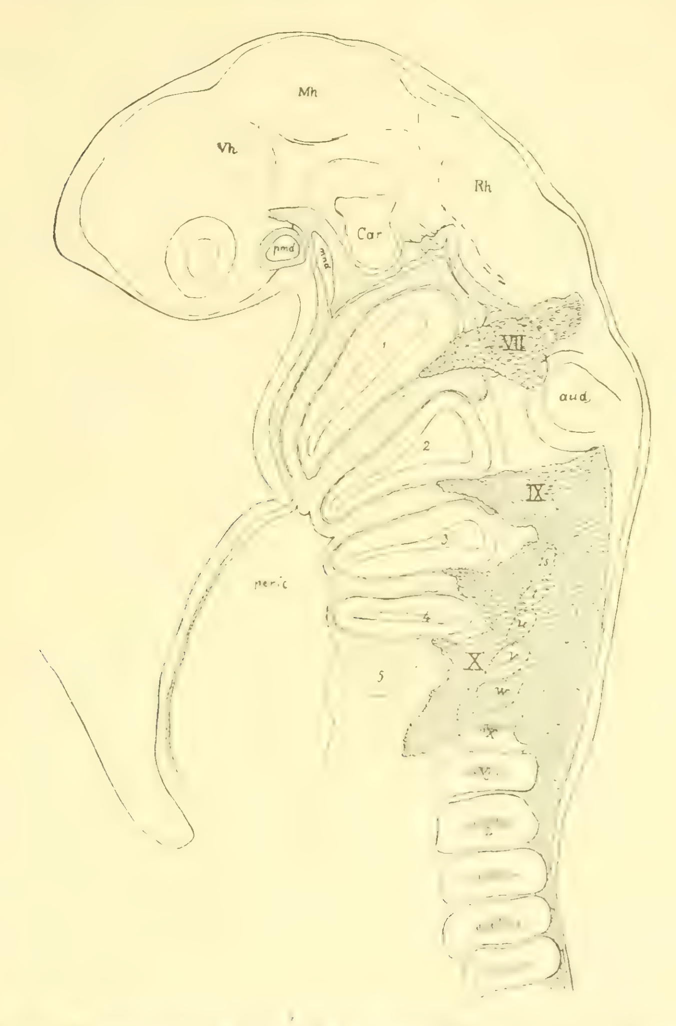


Fig. 26. Torpedo ocellata, 5 mm lang. *Aud* Gehörgrube. *Car* Querkommissur der Carotis int. *md* mandibulare und *pmd* praemandibulare Kopfhöhle. *s—z* occipitale Urwirbel. *1—5* Visceraltaschen. *1 u. 2* durchgebrochen. VII., IX., X., Ganglienanlagen der Hirnmassen. *I* Isthmus. *Vh* Vorderhirn. *Mh* Mittelhirn. *Rh* Rautenhirn. Nach FRORIEP.

oxus und Cyclostomen noch indifferenter. Hier bestehen auch im Kopf die Myomeren, wie man sie im Rumpf findet, nach vorne, soweit die Chorda reicht. Bei höheren Formen ist dann das Vorderende in weiterer Ausdehnung frei von seitlich angelagerten Myomeren.

A m p h i o x u s. Nach den Angaben von HATSCHEK sind die Myomeren bei Amphioxus bis zum rostralen Ende gleichmäßig ausgebildet. Die Chorda erstreckt sich bekanntlich hier bis ganz vorn ins Rostrum hinein. Das zuerst entstehende (älteste) Ursegment geht nach vorn

in einen schmalen Fortsatz über, der sich als Neubildung vom primären Entoderm abspaltet. Dieser „Rostrale Fortsatz" des Mesoderms ist als vorderstes, rudimentär ausgebildetes und nur undeutlich von dem zweiten abgegrenztes Ursegment zu betrachten. Das zuerst entstandene ist seiner Lage nach als zweites Ursegment zu zählen. Auf dieses folgen nach hinten die anderen Ursegmente „in strengster Altersreihe" (Hatschek). Es besteht also hier ein vorderstes rudimentäres Urwirbelsegment, das nicht ganz von dem ersten wohl ausgebildeten Segment getrennt ist.

Auch dieses erste, rostrale, rudimentäre Segment bildet bei der Larve Muskelbänder aus, sodaß sich hier der Seitenrumpfmuskel bis ins vorderste rostrale Ende erstreckt. Beim ausgebildeten Tier werden diese Muskelbänder rudimentär, es bleiben nur Reste davon am vorderen unteren Rande des zweiten (d. i. ersten bleibenden) Myomers dauernd erhalten.

In dem Mesoderm des Kopfes, welches sich in seiner Gesamtheit in die Kopfsomite zerteilt, sind sowohl die dorsalen (Urwirbel) als auch die ventralen Bestandteile (Parietalplatten) des Rumpfmesoderms enthalten. Gegenbaur hat darauf hingewiesen, daß infolge der mächtigen Entfaltung des Gehirns und Craniums die Mesodermderivate des Kopfes ventralwärts gedrängt werden, und daß deshalb auch die ventral vom Cranium gelagerten Muskeln des Kopfes sehr wohl Derivate von Mesodermbezirken sein können, welche am Rumpf als Urwirbel eine dorsale Lage einnehmen.

α) Die Muskeln des Bulbus oculi.

Die Muskulatur des bulbus oculi ist entwickelungsgeschichtlich in 3 Gruppen zu sondern, welche auch später bei allen Wirbeltieren durch die Innervation hervortreten. 1) Die vom Oculomotorius versorgten Muskeln, 2) der vom nerv. abducens und 3) der vom nerv. trochlearis innervierte Muskel.

Die Gruppe der vom oculomotorius innervierten Muskeln sind nach Hatschek nicht mit Seitenrumpfmuskeln vergleichbar, also nicht von dorsalen Teilen des Kopfmesoderms ableitbar, welche den Urwirbelbezirken am Rumpf homolog sind. Vielmehr sind sie von den Constriktoren des Visceralapparates abzuleiten, also viscerale Muskeln. Diese Auffassung wurde vielfach wiederlegt.

Nach den Arbeiten von van Wijhe, Miss Platt, Hoffmann, Neal und Sewertzoff über Selachier, nach Oppel u. Corning bei Reptilien sind die betr. Augenmuskeln bei Wirbeltieren folgendermaßen abzuleiten: die vom Oculomotorius versorgten Muskeln entstehen aus der Wandung des ersten Kopfsomiten. Von dem dorsalen und ventralen Teil der Wandung dieses Somiten gehen Ausstülpungen und Wucherungen von Zellen gegen den Bulbus oculi und die mediale Wand der Orbita hin und lösen sich von ihrem Mutterboden ab.

Was aus den übrigen Elementen dieses ersten Kopfsomiten hervorgeht, wird verschieden angegeben. Nach Miss Platt, Goronowitsch u. Neal beteiligen sie sich an der Bildung von Stützgewebe des Kopfes. Corning bestreitet dieses und läßt die Frage offen.

Nach Hatschek ist der musculus rectus oculi lateralis aus einem prootischen Myomer entstanden, ist also vergleichbar der aus einem Myotom am Rumpf hervorgehenden Muskulatur. Hatschek schließt dies aus der Tatsache, daß die Elemente jenes Muskels

bei Cyclostomen noch eine Kästchenstruktur (Bandstruktur) erkennen lassen. Der Obliquus superior dagegen entstammt nach H. dem Seitenplattenbezirk des Mesoderms. Er soll eine Abgliederung der Muskeln des Schlundsegels bei Ammocoetes darstellen, in serialer Homologie mit dem Addutcor des Mandibularbogens.

Die Entwickelung der Oculomotoriusmuskeln bei Acanthias schilderte C. K. Hoffmann eingehend. Nach ihm gehen sie aus der Wand des ersten palingenetischen Somiten hervor. Die Unterwand desselben erfährt einen Einschnitt. Dadurch entstehen 2 Fortsätze. Aus dem vorderen geht der m. rectus inferior, aus dem hinteren der obliquus inferior hervor. Der letztere entwickelt sich von allen Muskeln des Oculomotoriusgebietes am frühesten. Aus dem dorsalen Teil dieses ersten Segmentes bilden sich rectus internus und superior aus.

Die erste genannte Teilung der unteren Wand des Somiten erfolgt bei 16 mm langen Embryonen. Die Muskelanlagen wachsen in Form von Fortsätzen aus der Seitenwand aus. Bei Embryonen von 25 mm Länge ist das große Lumen der Kopfhöhle noch weit und erstreckt sich auch in die Anlage der musculi recti oculi hinein.

Im ganzen wird die Muskulatur des Oculomotorius und Abducensgebietes als Produkte dorsalen Mesoderms aufgefaßt, welche der aus Urwirbeln am Rumpf hervorgehenben Muskulatur serial homolog ist, während der vom Trochlearis innervierte musc. obliquus superior als ein visceraler Muskel aufgefaßt wird.

Corning kommt noch zu einer genaueren Ableitung der einzelnen vom Oculomotorius versorgten Muskeln bei Lacerta. Er erblickt in den vom dorsalen Ocolomotoriusaste bei der Eidechse innervierten m. rectus superior und m. rectus internus Gebilde, die der dorsalen, in den vom ventralen Oculomotoriusaste innervierten m. rectus obliquus inferior Gebilde, die der ventralen Myotomkante entstammen.

Die mediale und laterale Wand der ersten Kopfhöhle nimmt nicht teil an der Bildung der Augenmuskeln. Dies stimmt auch mit den Angaben Hoffmann's und der Miss Platt bei Acanthias überein.

Die genaueren Vorgänge schildert Corning derart, daß der dorsale und ventrale Umfang der Kopfhöhle Muskelfasern liefern, während die laterale und die dem bulbus oculi zugekehrte antero-mediale Wand nicht daran teilnehmen. Ferner findet die Bildung der Muskelfasern aus der epithelialen Wand ähnlich statt, wie an der Splanchnopleura, durch Abgabe von Zellen von der betreffenden Stelle der Kopfhöhlenwandung; doch verlieren sich diese Zellen nicht sofort im umgebenden Bindegewebe, sondern bilden eine Masse, die als einheitliche Anlage, ähnlich wie eine Muskelknospe auswächst. Mit der Ausbildung der Muskelzellen geht auch eine Ausbuchtung der Wandung der Kopfhöhle einher, die bei Lacerta weniger deutlich ist als bei Selachiern (Hoffmann). Diese Ausbuchtungen entstehen sowohl an der dorsalen, als an der ventralen Wand der Kopfhöhle. Oppel hat die Vorgänge bei Anguis etwas anders geschildert: die erste Kopfhöhle ist im Querschnitt dreieckig. Der Teil der Wandung, der gegen das Auge zu gerichtet ist, nimmt nicht teil an der Muskelbildung, bewahrt vielmehr seinen epithelialen Charakter. Die Zellen der übrigen Wandung dagegen verwandeln sich zu auswachsenden Muskelfasern und engen das Lumen der Kopfhöhle ein. Oppel vergleicht dieses Kopfsomit einem

Rumpfmyotom in dem Sinne, daß die dem Auge anliegende Seite des Kopfsomites der lateralen Seite des Rumpfmyotoms identisch sei.

Die spätere Ausbildung der Muskeln schildert Corning von der Eidechse. Die ursprünglich einheitliche dorsale Muskelanlage spaltet sich in 2 Teile, die Anlage des m. rectus superior und eines Teiles des m. rectus internus. Aus der ventralen, bei Lacerta ursprünglich einheitlichen Anlage bilden sich m. rectus inferior und m. obliquus inferior. Die Verbindung der Muskelanlagen mit ihrer späteren Ursprungsfläche an der Orbita erfolgt durch sekundäres Auswachsen der Anlagen gegen diesen Punkt. Dies erfolgt erst spät, zu einer Zeit, wo die Muskelanlagen fast bis zum Augenbecher heranreichen.

Der musc. obliquus superior bildet sich nach van Wijhe bei Pristiurus und Scyllium aus dem dorsalen Teil des 2ten Kopfsomiten, dessen ventraler Teil die Kaumuskulatur hervorgehen läßt. In gleicher Weise wurde er von Hoffmann bei Acanthias geschildert. Daß diese Bildungsweise wohl allgemein besteht, ergiebt sich aus der Schilderung von Corning bei Lacerta. Auch hier entsteht er aus dem Mesoderm des Mandibularbogens. In diesem Bogen findet man ventral eine Zellenmasse, die Anlage der vom Trigeminus innervierten Muskulatur. Dieselbe zeigt dorsalwärts eine Verdickung, welche mit ihrem rostralen Ende dorsalwärts gegen den Augenbecher auswächst. Dieselbe stellt die Anlage des obliquus superior dar, die sich von ihrem Mutterboden ablöst. Somit ist dieser Muskel eine Abgliederung der visceralen Muskulatur des Mandibularbogens. Der nervus trochlearis wird erst später als der Trigeminus nachweisbar.

Der musc. rectus lateralis ist in seiner Entwickelung aus einem folgenden Somiten zuerst durch van Wijhe bekannt geworden. Bei Pristiurus und Scyllium schildert van Wijhe die Ausbildung des 3ten Kopfsomiten. Die Zellen seiner ursprünglich epithelialen Wandung wandeln sich zu spindelförmigen Muskelzellen um. Dabei wächst das Gebilde nach vorne aus zu einem Schlauch, dessen Lumen durch Vermehrung der Muskelzellen allmählich ausgefüllt wird und schwindet. Es schiebt sich vor den Trigeminus, an der Innenseite des 2ten Myotoms hin. Von hinten nach vorn und außen gerichtet erreicht es die hintere Wand des bulbus oculi und wächst dann vor und medial vom Trigeminus längs der Hinterwand des bulbus oculi nach vorn und außen. In gleicher Weise schildert Hoffmann die Entwickelung dieses Muskels bei Acanthias. Bei Embryonen von 22 mm Länge beginnt die Höhle des 3ten Somiten zu schwinden, und bei solchen von 24—25 mm ist sie gänzlich geschwunden. Die Muskelanlage, welche genau die bei Pristiurus geschilderte Anordnung zeigt, besteht aus spindelförmigen Muskelfasern.

Von Reptilien hat Oppel Anguis fragilis, Corning Lacerta untersucht. Hier bestehen übereinstimmende Befunde. Die Kopfhöhle, deren Wandung den musc. rectus ext. ausbildet, liegt zu beiden Seiten des Hinterhirns, eine Strecke weit vor dem Gehörbläschen und caudal vom Ursprung des Trigeminus. Dieses Somit wächst, genau wie es von Selachiern geschildert ist, zum m. rectus ext. aus. Bei Lacerta (Corning) ist die Ausbildung komplizierter, da außer dem rectus externus auch der musc. retractor bulbi aus dem 3ten Somit hervorgeht. Die erste Anlage findet sich bei Lacerta genau wie bei Anguis. Bei der späteren Weiterbildung der voluminösen Muskelanlage tritt ein caudales Auswachsen auf und es sondern sich beim fast reifen Embryo 2 Ursprünge: ein hinterer, der den größten Teil des

m. retractor bulbi hervorgehen läßt und ein vorderer, der den rectus externus entspringen läßt (CORNING). Durch dieses Auswachsen der Abducensmusculatur caudalwärts entsteht der Augenmuskelkanal bei vielen niederen Wirbeltieren: bei einigen Teleostiern, Ganoiden (Amia nach ALLIS) und Salamandra atra.

Die Entwickelung der Augenmuskulatur der Vögel stimmt mit den geschilderten Vorgängen niederer Wirbeltiere überein. In letzten Jahren hat REX die Vorgänge bei der Ente eingehend geschildert. Auch hier geht die Oculomotoriusmuskulatur aus der ersten Kopfhöhle hervor, welche hier das einzige mit Lumen versehene Kopfsomit ist. Die erste Anlage erscheint bei Embryonen mit 42 Urwirbeln. Dorsal bildet sich der rectus superior ebenso wie bei Lacerta aus, die erste Entwickelung des rectus internus und inferior konnte R. nicht sicher feststellen. Späterhin stimmen die Befunde mit den Verhältnissen bei Lacerta überein.

Die Entwickelung des obliquus superior tritt bei Embryonen mit 38 Urwirbeln auf und geht auch hier von der im Mandibularbogen gelegenen Anlage der Trigeminusmuskulatur aus, welche gegen den bulbus oculi vorwachsend, zum obliquus superior wird. Die Anlage der Abducensmuskulatur tritt bei Embryonen mit 21 Urwirbeln zuerst auf. Sie stimmt mit den Verhältnissen bei Reptilien überein, liegt medial vom Trigeminusganglion zur Seite des Hinterhirns. Später ist am Muskel ein sagittal gelegener Abschnitt von einem lateralwärts vorwachsenden Vorderende unterscheidbar. Nur aus letzterem Teil geht der Muskel hervor, während jener Teil verkümmert.

Die Entwickelung der Augenmuskeln bei Säugetieren ist noch nicht aufgeklärt. REUTER findet bei Schweineembryonen die Anlage aller Augenmuskeln „als ein untrennbares Ganze" miteinander zusammenhängend. CORNING schildert bei Kaninchenembryonen die Anlage der Oculomotoriusmuskeln zu beiden Seiten des Zwischenhirns in Form von Zellmassen, die rasch an Umfang zunehmen und caudal und lateral von der Augenblase und dem Nervus opticus liegen. CORNING wendet sich gegen REUTER, konnte aber die Herkunft der Abducens- und Trochlearismuskulatur bei Säugetieren nicht feststellen.

Ueber einen menschlichen Embryo von 3,8 mm Nackensteißlänge macht ZIMMERMANN Angaben, welche erkennen lassen, daß auch beim Menschen die Anlage der Oculomotoriusmuskeln mit den bei Sauropsiden und Vögeln bekannten Befunden übereinstimmen.

β) Die Muskulatur des Visceralskeletts.

Während die vom 3ten Trigeminusaste versorgte Muskulatur des Kieferbogens sowie die vom Facialis innervierte Muskulatur des Hyoidbogens in ihrer ersten Anlage, sowie im späteren Verhalten leicht abgrenzbare Gebiete dieser ganzen Gruppe darstellen, führt uns die Muskulatur der hinteren Kiemenbogen zum Grenzgebiet zwischen Kopf und Rumpf und die hier bestehenden Verhältnisse verlangen Aufklärung durch weitere Forschung.

In diesem Grenzgebiet zwischen Kopf und Rumpf bestehen in Bezug auf die ihm angeschlossene Muskulatur die kompliziertesten Verhältnisse. Die vergleichend-anatomische Forschung hat hier schon einigermaßen Klarheit geschaffen (GEGENBAUR, VETTER, FÜRBRINGER, DRÜNER).

v. WIJHE hat die Visceralmuskulatur in dem Sinne von der Augenmuskulatur getrennt, als er in letzterer Muskelgruppe das Homo-

logon der den Rumpfmyotomen entstammenden Rumpfmuskulatur erblickte, während die Muskulatur des Visceralbogens ventralen Teilen des Kopfmesoderms, d. h. den Parietalplatten am Rumpf entsprechend, entstammen soll. Das Verhalten der Innervation war hierbei als maßgebendes Moment herangezogen. Die Augenmuskelnerven führen die den motorischen Wurzeln des Rückenmarkes serial homologen Fasern, die Muskulatur des Visceralskelettes wird durch motorische Fasern innerviert, die auch im Rumpf durch die sonst sensiblen Wurzeln das Rückenmark verlassen (Fasern, die im Rumpf in den ram. visceralis übergehen, um zum Grenzstrange des Sympathicus zu treten). Mit Hinblick auf die Innervation hat Fürbringer eine weitere Unterscheidung hervorgehoben. Er trennt cerebrale und spinale Muskulatur des Visceralskelettes und sondert die Gruppe der spinalen Muskulatur wieder in epi- und hypobranchiale Muskeln.

Die cerebrale Visceralmuskulatur umfasst die vom ramus III Trigemini, vom Facialis, Glossopharyngeus und Vagus innervierten Muskeln, während die spinalen Muskeln vom Hypoglossus ihre motorischen Fasern beziehen.

Während bei Selachiern neben den cerebralen Muskeln sowohl epi- wie hypobranchiale Muskeln in reicher Entfaltung gefunden werden, sehen wir bei Ganoiden, Teleostiern, Dipnoern, Amphibien und Amnioten die epibranchiale Spinalmuskelgruppe ganz geschwunden; dabei hat die hypobranchiale eine reichliche Ausbildung erfahren. Neben letzterer Muskulatur besteht bei Fischen und auch Amphibien die cerebrale Muskulatur in starker Ausbildung, doch schwindet die cerebrale Muskulatur bei Amnioten mehr und mehr und der Zungenbeinapparat ist in die hypobranchiale Muskulatur ganz eingelagert. Dieselbe entstammt der ventralen Längsmuskulatur des Rumpfes. Die Trigeminus- und Facialismuskulatur hat sich aber bis zu den Säugetieren und dem Menschen in reichlicher Ausbildung erhalten und differenziert.

Bei der Differenzierung der von spino-occipitalen Nerven versorgten Muskulatur des Visceralskeletts haben sich nach Fürbringer Verschiebungen, Auflösungen und Neubildungen von primordialen Myosepten vollzogen in der kompliziertesten Weise. Diese Prozesse sind ontogenetisch noch nicht aufgeklärt. Die Angaben von Froriep sind der erste Versuch hier genauer einzudringen (Fig. 25 u. 26).

Das Bildungsmaterial der den Visceralbogen angeschlossenen Muskeln ist durch das Mesoderm geboten, welches zwischen den Anlagen der Schlundspalten die erste gewebliche Grundlage der einzelnen Bogen darstellt. Nur bestimmte Elemente dieses Mesoderms bilden Muskelfasern, da auch andere Bestandteile der Kiemenbogen aus diesem Bildungsgewebe hervorgehen.

Bei Amphioxus entwickeln sich in der Mund- und Kiemenregion 2 Muskelgruppen unabhängig vom Seitenrumpfmuskel. Zunächst bildet sich in der Wand des Peribranchialsacks der musculus transversus. Im Innern der Peribranchialfalten bestehen von mesodermalem Epithel ausgekleidete Höhlen, die Hatschek als Ober- und Unterfaltenhöhlen unterscheidet. Aus der medialen Epithellamelle dieser Wandung geht der musc. transversus hervor. Die Unterfaltenhöhlen erstrecken sich auch bis zum Mund längs des ganzen knorpeligen Mundringes und von der medialen Wand dieser Höhle bildet sich als direkte Fortsetzung des musc. transversus der äußere Mundringmuskel. Die über dem Peribranchialsack gelegene Epibranchialhöhle sendet

ebenfalls einen Fortsatz nach vorn längs des ganzen Mundrings und von ihrer parietalen Lamelle (der Somatopleura) stammt der innere Muskel des Mundrings.

Bei Cyclostomen sehen wir im Zungenapparat einen Muskelkomplex ausgebildet, der nach P. Fürbringer vom Trigeminus innerviert wird. An dem Kiemenbogenskelet finden sich ferner Constrictoren und Adductoren. Diese Muskeln nehmen eine von den Seitenrumpfmuskeln selbständige Entwickelung aus dem Mesoderm des Kopfes.

Die Entwickelung dieser Muskeln bei Ammocoetes ist von Dohrn und v. Kupffer übereinstimmend geschildert worden. Zwischen je zwei Kiemenspalten findet sich ein Mesodermschlauch mit epithelialer Wandung. Medial von diesem liegt die betreffende Kiemenarterie, lateral die Anlage des Knorpelbogens (nach Dohrn aus dem Mesoderm, nach v. Kupffer aus dem Ektoderm (Branchioderm) entstehend). Der Mesoderm- oder Muskelschlauch legt sich der vorderen Wand der hinteren Schlundtasche an und läßt Muskelfasern hervorgehen (Fig. 27).

Sie lassen sich als eine innere mediale Masse, die Adductoren und eine äußere laterale Masse, die Constrictoren unterscheiden. Beide sind geweblich verschieden, insofern die Adductoren ganz mit quergestreiften Fibrillen erfüllt sind, die Constrictoren nur eine kortikale Schicht von Fibrillen erhalten. Dies bildet sich bei Ammocoetes von 5 mm Länge aus (Dohrn). Die Kiemenmuskeln beider Seiten bilden erst vollständig umfassende Schleifen, dorsal wie ventral in einander übergehend, später inserieren sie an den Längsknorpeln. Nach v. Kupffer spielen sich die Entwickelungsvorgänge der Kiemenmuskeln bei Ammocoetes von 4—5 mm Länge ab.

Die ganze Kiemenregion ist von der Seitenrumpfmuskulatur außerdem überlagert und zwar sind nach Schneider, v. Kupffer und Hatschek Myotome vor dem Gehörbläschen erst später als das erste metaotische Myomer entstanden. Hinsichtlich der speziellen Art ihrer Ausbildung gehen die Angaben der genannten Forscher auseinander. Nach Schneider liegt unter dem Auge bei Ammocoetes ein Myomer, welches bei Petromyzon sich in 10 Myomeren sondert. Nach v. Kupffer

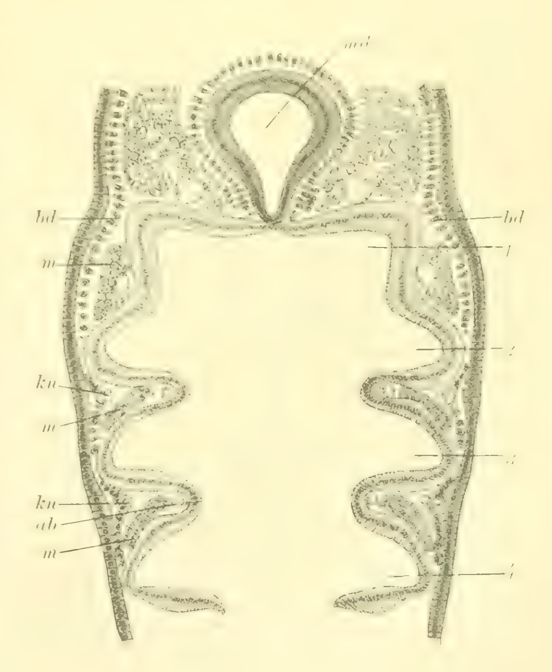


Fig. 27. Ammocoetes, 4 mm lang. Horizontalschnitt durch Mund- und Kiemenregion. *md* Mundbucht. *bd* Branchiodermis. *m* Muskelplatte der Visceralbogen. *ka* Knorpelanlagen. *ab* Arteria branchialis. *1*—*4* die vorderen Kiementaschen. Nach v. Kupffer.

bildet sich der dorsale Teil des Seitenmuskels nach vorn in den Kopf aus, indem beim 3,5 mm langen Ammocoetes vom ersten metaotischen Myotom eine mediale und eine laterale Muskelknospe nach vorn wächst. Die mediale Knospe bildet sich zur tiefen Fortsetzung des Seitenrumpfmuskels aus, die sich in 3 Segmente gegliedert zum Vorderende des Labyrinths erstreckt und der Chorda dicht angelagert ist. Die laterale Knospe läßt den oberflächlichen Seitenmuskel des Kopfes hervorgehen, der sich in ein über dem Auge weit nach vorn vor die Nasenöffnung und ein unter dem Auge nicht so weit nach vorn laufendes Band fortsetzt. Diese beiden Bänder segmentieren sich etwas später als der tiefere Teil des Muskels.

Der ventrale Muskelteil, unter den Kiemenöffnungen gelegen, bildet sich später aus (Balfour). v. Kupffer gibt an, daß derselbe ganz unabhängig vom dorsalen Abschnitt aus subepithelialen vom ektodermalen Epithel ausgehenden dünnen Strängen sich bildet, die sich rasch verbreitern. Sie sollen von Branchialnerven innerviert werden. Diese ektodermale Entwickelung eines Teiles des Seitenrumpfmuskelsystems im Kopf faßt Fürbringer als einen cenogenetischen Prozeß auf.

Die viscerale Muskulatur der Selachier ist auf ihre Entwickelung vielfach untersucht worden. (Balfour, van Wijhe, Dohrn, van Bemmelen, Hoffmann, Rabl, Killian.) Nachdem van Wijhe an Selachiern zuerst die Kopfsomite festgestellt hatte, deren Zahl er auf 9 festsetzte (Scyllium und Pristiurus), wurden später von Dohrn und Killian bei Torpedo eine größere Zahl nachgewiesen. Killian wies 18 Kopfsegmente nach. Davon fallen auf die Mundzone 2, Auf die Mandibularzone 3, auf die Spritzlochzone 3, die Hyoidzone 4, Glossopharyngeuszone 2, Occipitalzone 4 Segmente. Dem wurde mehrfach widersprochen, doch bleibt das wesentliche Ergebnis festgestellt, daß am Kopf die Metamerie mit der Branchiomerie nicht übereinstimmt. Es entstammt auch das ventral in einem Kiemenbogen auftretende Muskelbildungsgewebe nicht immer einem, sondern in den vorderen Bogen mehreren Segmenten. Von diesen Segmenten wachsen den Seitenplatten am Rumpf entsprechende Fortsätze in die ventrale Kopfhälfte herab und bilden unter anderem hier die branchiale Muskulatur. Mehrere dieser Somiten bilden sich wieder zurück. Der Mandibularbogen erhält 2 ganze Seitenplattenteile, die folgenden erhalten nur kleinere dorsale Bezirke von Seitenplatten, da das Pericard ventrale Teile von ihnen wegnimmt. Teile vom 2. und 3. Hyoidsomiten gelangen in den Hyoidbogen. Der Muskelschlauch des Hyoidbogens tritt erst auf, wenn die Hyoidsomiten zu Bindegewebe aufgelöst sind und zwar stellt er zuerst einen soliden Zellstrang dar,, der sich erst nach Durchbruch des Mundes und der vorderen Kiemenspalten aushöhlt. Die Muskelschläuche in den hinteren Kiemenbogen bilden sich in derselben Weise. Jeder bezieht nur Seitenplattenreste von je einem Somiten. Daß im Mandibularbogen 2 Somiten enthalten sind, giebt auch Zimmermann an.

Nach van Wijhe bildet sich die ganze Muskulatur der Kiefer- und Kiemenbogen aus den Wänden der Visceralbogenhöhlen. Diese bestehen aus ventralem Kopfmesoderm, welches den Parietalplatten des Rumpfmesoderms homolog ist. (Siehe auch die Abbildung Fig. 83

auf Seite 118 des Bd. II dieses Handbuches, welche van Bemmelen entnommen ist.) —

Genaueres über die spezielle Ableitung der einzelnen Muskeln ist noch nicht bekannt. —

Ebenso haben wir bei Teleostiern, Ganoiden, Amphibien und Dipnoern das Mesoderm der Kiemenbogen als Bildungsmaterial der visceralen Muskulatur zu betrachten, ohne daß eine genauere Ableitung der einzelnen Muskeln bis jetzt bekannt wurde.

Bei Amphibien und Reptilien sind die Entwickelungvorgänge von Corning bei Rana und Lacerta genauer untersucht worden. Danach liefert auch hier das Mesoderm der Kiemenbogen das Bildungsmaterial für die visceralen Muskeln. Die Sonderung der in den einzelnen Kiemenbogen eingelagerten Coelomfortsätze schildert Corning bei Embryonen mit 21—22 Urwirbeln. Danach bilden sich aus dem medialen Umfang des Coeloms die Arterienbogen. Dieselben liegen dem Entoderm des einzelnen Bogens dicht an. Nach Bildung der Arterienbogen besteht das Coelom noch weiter aus einer medialen und lateralen Lamelle. Es stimmt dies mit den von v. Kupffer bei Ammocoetes angegebenen Verhältnissen überein. Bei Lacerta löst sich die laterale Lamelle, welche der Somatopleura entspricht zu embryonalem Bindegewebe auf, dessen Zellen auch medialwärts gegen die Arterienbogen hinrücken. So wird von ihnen auch die mediale Lamelle des Bogencoeloms umschlossen. Aus dieser medialen Lamelle, welche der Splanchnopleura entspricht, bildet sich die Muskulatur der einzelnen Kiemenbogen aus. Die gleichen Vorgänge hat Corning auch bei Rana gefunden. Die Muskelanlagen treten nicht gleichzeitig in der ganzen Länge der einzelnen Bogen auf, sondern ihre Entwickelung schreitet dorso-ventralwärts fort. Niemals treten bei Lacerta die Muskelanlagen der Kiemenbogen als mit Lumen versehene Schläuche auf.

Die Muskelanlage des Mandibularbogens wächst ventralwärts am weitesten und zwar bis zur Pericardialhöhle herab. Der ventralste Abschnitt bildet sich zurück. Dorsalwärts wächst diese Anlage weiter aus und bildet die Anlage des Musc. obliquus sup. des Auges, wie früher geschildert. Im Hyoidbogen erreicht die Muskelanlage mit ihrem ventralen Ende das Pericard nicht. Auch hier findet ein dorsales Auswachsen statt. Ueberhaupt wird die Beziehung zum Kiemenskelet durch Auswachsen der primären Muskelanlage erreicht. Die spezielle Sonderung der Muskeln in den einzelnen Kiemenbogen ist noch nicht bekannt. Die Ausbildung der quergestreiften Fibrillen tritt nach Corning in den Kiemenbogenmuskeln wahrscheinlich später auf als in den Rumpfmyotomen.

Bei Säugetieren bilden sich die Muskeln des Mandibular- und Hyoidbogens, was die erste Anlage betrifft, ebenso aus wie bei Reptilien. Die erstere differenziert sich zu den Kaumuskeln, die Hyoidbogenmuskulatur, das Facialisgebiet, erfährt bekanntlich eine reichliche Entfaltung, insofern sie die mimische Gesichtsmuskulatur hervorgehen läßt. Daß die erste Anlage im Hyoidbogen liegt, wissen wir durch Rabl. Die spezielle Art der ontogenetischen Ausbildung ist noch nicht bekannt.

Die Entwickelung der hinteren, dem Glossopharyngeus- und Vagusgebiet zugehörigen, bei Säugetieren und dem Menschen dem Pharynx und Kehlkopf angeschlossenen Muskeln, ist noch nicht bekannt.

Daß die Anlage der Accessoriusmuskulatur sehr weit cranialwärts entsteht und ontogenetisch zur Kiemenmuskulatur in inniger Beziehung steht, giebt Corning als wahrscheinlich an und ist der Ansicht, daß hier Kiemenmuskulatur auf fremde Gebiete übergreift. Nach der Auffassung Gegenbaur's dagegen ist diese Beziehung von Kopfmuskulatur zur vorderen Extremität eine sehr alte und zeigt noch die Affinität der Extremität zum Kiemenapparat.

Die Hypoglossusmuskulatur stellt einen Komplex dar, welcher aus einer größeren Zahl von Rumpfsomiten sekundär zum Kopf, d. h. zum Visceralskelett in Beziehung getreten ist. Hier sind die Arbeiten von van Wijhe, van Bemmelen, Mollier, Harrison und Corning von Wichtigkeit.

Für Selachier gab van Wijhe schon an, daß die ersten Myotome ventrale Fortsätze kranialwärts aussenden, die nicht in die Extremitätenanlage eindringen. Nach Corning wachsen die ventralen Kanten der 5 vordersten Myotome bei Embryonen von Scyllium canicula, die 98—100 Urwirbel besitzen, kranialwärts aus und vereinigen sich zu einer einheitlichen Zellenmasse, die sich wie eine große Muskelknospe verhält. Dies ist die Anlage der Hypoglossusmuskulatur.

Bei Teleostiern hat Harrison zuerst gefunden, daß die 5 vordersten Myotome ihre kranialwärts auswachsenden ventralen Fortsätze zu einer einheitlichen Masse sich vereinigen lassen, in der man die Anlage der Hypoglossusmuskulatur vor sich hat. Bei der Eidechse fand van Bemmelen die gleichen Verhältnisse. Mollier schließt sich diesen Angaben van Bemmelen's an, ebenso Corning. Nach letzterem geht die Zungenmuskulatur nur aus dem 2ten—5ten Myotom hervor, das erste wird rudimentär. Für Säugetiere sagen die Angaben Froriep's das gleiche. Die Art der Ausbildung der einzelnen Zungenmuskeln ist noch unbekannt.

b) Die Muskulatur des Rumpfes.

Die Entwickelung der Rumpfmuskulatur geht bei allen Wirbeltieren von den Myomeren aus, soweit diese nicht in den Kopf aufgenommen werden. Der erstgebildete Teil der Rumpfmuskulatur, das Muskelblatt des Urwirbels, bildet die Anlage der dorsalen Rumpfmuskulatur, während die ventrale Muskulatur durch Auswachsen der ventralen Myotomkante entsteht. Dieser ventrale Myotomfortsatz läßt durch bestimmte Weiterbildung die Schichten der ventralen Muskulatur hervorgehen.

Dorsale und ventrale Muskulatur sind durch die Seitenlinie getrennt.

α) Die dorsale Rumpfmuskulatur erhält sich in dem einfach indifferenten Verhalten bei Amphioxus und Cyclostomen. Bei Selachiern, Ganoiden, Teleostiern und Dipnoern treten zwar die tieferen Fasern zu der Wirbelsäule in Beziehung, nehmen Ansatz an ihr, die weitaus meisten Fasern aber verlaufen gerade gestreckt von Myoseptum zu Myoseptum. Die letzteren nehmen durch Abknickung des dorsalen Endes nach vorn einen winkeligen Verlauf an.

Auch unter Amphibien besteht dieser noch einfache Zustand bei Derotremen und Urodelen, während bei Anuren eine innigere Beziehung zur verkürzten Wirbelsäule eingetreten ist.

Unter Sauropsiden bestehen bei Reptilien primitivere Zustände, indem auch hier nur die tieferen Fasern, aber in höherem Maße als bei Urodelen, zur Wirbelsäule Beziehungen erworben haben. Oberflächliche Fasern sind noch metamer. Bei den Vögeln ist eine durchgreifende Beziehung zur Wirbelsäule eingetreten. Es lassen sich lange Trakte in oberflächlicher Lage unterscheiden, während die tiefen Fasern metamer sind.

Bei Säugetieren ist die gesamte dorsale Muskulatur zur Wirbelsäule und die vordersten Komplexe zum Schädel in Beziehung getreten. Die Masse hat sich in einen lateralen und medialen Trakt gesondert (GEGENBAUR): Sacrospinalis einerseits und transverso-spinalis und spinalis andererseits. Auch hier sehen wir die oberflächlichen Fasern längere über eine größere Zahl von Wirbel sich erstreckende Züge bilden, während die tiefen Fasern von Wirbel zu Wirbel verlaufen. Dies kommt in allmählichem Uebergang besonders am transverso-spinalis zum Ausdruck. Die tiefste Schicht desselben, die Rotatores, sowie die Interspinales und Intertransversarii haben noch die primitive Metamerie bewahrt. Wie sich diese Sonderungen in der Ontogenese abspielen ist noch nicht genauer untersucht worden. Zwischen Hinterhauptbein, Atlas und Epistropheus bilden die dem 1ten Cervicalsegment zugehörigen Muskeln jene kleine Muskelgruppe, die für die Bewegung des Kopfes von Bedeutung ist. Bei Reptilien vorbereitet, erfahren sie bei Säugetieren ihre definitive Sonderung, die sich auch beim Menschen findet: rectus posticus major und minor und obliquus, capitis sup. und inf. stellen sie dar (CHAPPUIS).

β) Die ventrale Rumpfmuskulatur zeigt bei Amphioxus hinsichtlich ihrer Entwickelung noch nicht klar erkannte Zustände. Die aus dem dorsalen Rumpfmuskel herabgewachsene Schicht ist einfach und besteht aus denselben Muskelblättern, wie der dorsale Muskel. Innerhalb derselben wurde aber von SCHNEIDER und HATSCHEK noch eine aus glatten Muskelzellen von querem Verlauf bestehende Lage geschildert, deren Entwickelung oben schon besprochen wurde. Beide Autoren bezeichnen sie als Musculus transversus. SCHNEIDER leitet diesen Muskel vom Hautfaserblatt der Parietalplatten des Mesoderms ab.

Bei Cyclostomen zeigen die Myxinoiden wesentlich andere Verhältnisse, wie die Petromyzonten. Ueber die Entwickelung des Musc. obliquus der Myxinoiden wissen wir bis jetzt nichts.

Bei Petromyzon bestehen einfache Zustände: hier bildet sich der ventrale Myotomfortsatz ebenso aus, wie bei höheren Wirbeltieren und er differenziert sich auch in gleicher Weise wie die dorsale Rumpfmuskulatur. Seine laterale Lamelle, die Fortsetzung des Cutisblattes löst sich zu embryonalem Bindegewebe auf, das an der Bildung der Lederhaut teilnimmt. Die mediale Lamelle, als Fortsetzung des Muskelblattes des Urwirbels, läßt wie dieses Muskelbänder hervorgehen, die mit den gleichen Gebilden der dorsalen Muskulatur völlig übereinstimmen. Eine Schichtenbildung besteht noch nicht. Die beiderseitigen Muskelmassen nähern sich einander in der ventralen Mittellinie. Ein besonderer Rectus besteht nicht.

Bei Selachiern ist ein Fortschritt zu erkennen, der die Zustände der höheren Formen vorbereitet, wie er auch noch einen Anschluß an die Petromyzonten gestattet. Wie bei letzteren besteht die ventrale Muskulatur nur aus einer Schicht, welche sich kontinuierlich aus der dorsalen Muskulatur fortsetzt. Diese geht aus dem Muskelblatt des

Urwirbels hervor. Das laterale Cutisblatt, zu Bindegewebe aufgelöst, bildet auch später keine Muskelelemente aus. Ein Anschluß an höhere Formen ist bei Selachiern (Scyllium) insofern möglich, als die Muskelfasern der einzigen Schicht einen schrägen Verlauf von dorsal-schwanzwärts nach ventral-kopfwärts zeigen, im Sinne wie der obliquus internus höherer Formen; und dieser Muskel ist auch bei höheren Wirbeltieren stets der in der Ontogenese zuerst auftretende ventrale Rumpfmuskel.

Wie bei höheren Formen zeigen auch bei Selachiern die Fasern nur in der Seitenwand des Rumpfes jenen schrägen Verlauf. Wie sie dorsal aus der gerade verlaufenden dorsalen Muskelmasse allmählich schräge Richtung annehmen, so wird ventralwärts auch allmählich ihr Verlauf wieder ein gerader und man hat (Schneider) diesen ventralen gerade verlaufenden Muskel als Rectus bezeichnet. Nach dem Kopf zu tritt dieses ventrale Ende der Rumpfmuskulatur mit dem Schultergürtel und dem Kiemenskelet in Verbindung und giebt dieser Auffassung Berechtigung.

Ueber die Differenzierung der ventralen Muskulatur bei Ganoiden und Dipnoern sind wir nicht unterrichtet (s. p. 19 u. 24). Von Teleostiern wissen wir, daß bei Salmo salar und fario ein ventraler Myotomfortsatz sich bildet. Nach Corning sind die vorderen Muskelknospen (wie er die ventralen Myotomfortsätze bezeichnet) spitz auslaufend, während die mittleren mit breiten, platten Enden auswachsen. Corning bezieht dies auf die Verhältnisse der Bauchwand zum mächtigen Dottersack. Die mediale Lamelle dieser Fortsätze, aus der dorsalen Muskelmasse des Myotoms fortgesetzt, entwickelt zuerst einen ähnlichen Muskel wie bei Selachiern. Wir finden einen ventralen Rumpfmuskel streng metamer gebaut, in der seitlichen Rumpfwand aus schräg ventral- und kopfwärts verlaufenden Fasern, die gegen die ventrale Mittellinie zu allmählich gestreckten Verlauf annehmen und einen Rectus bilden. Nach außen von diesem Muskel bildet sich später eine zweite viel schwächere Schicht, deren Elemente aus protoplasmareichen Fasern bestehen, mit ausschließlich wandständigen, d. h. äußeren Muskel- oder Sarkolemmakernen. Diese Schicht ist sowohl im dorsalen, wie im ventralen Bereich der Seitenrumpfmuskulatur vorhanden und durch eine bindegewebige Schicht scharf von der bedeutend stärkeren medialen Schicht getrennt. Während ihre Fasern in der dorsalen Körperhälfte gerade gestreckt verlaufen, nehmen sie unter der Seitenlinie allmählich einen schrägen Verlauf an und zwar von kopf- und dorsalwärts nach schwanz- und ventralwärts. Sie kreuzen ihre Fasern also mit denen des tiefer gelegenen Muskels und während dieser wie der obliquus internus der höheren Wirbeltiere sich verhält, zeigt der oberflächliche Muskel den gleichen Verlauf, wie der obliquus externus. Ventralwärts nehmen auch die Fasern der oberflächlichen Schicht allmählich gerade gestreckten Verlauf an und stehen nahe der ventralen Mittellinie in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem aus der tiefen Schicht entstandenen Rectus.

Diese Muskeln sind schon angelegt bei Lachs und Forelle kurz nach dem Verlassen des Eies, solange die Tiere noch einen mächtigen Dottersack besitzen. Zur Zeit der Resorption des Dottersacks werden sie allmählich stärker und die beiderseitigen Recti nähern sich dann bis zur Berührung der ventralen Mittellinie.

Wie wir bei Teleostiern in Vergleichung mit den Selachiern

einen wesentlichen Schritt weiter gemacht finden bei der Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur, so zeigen die Amphibien wieder anknüpfend an die Zustände bei Teleostieren einen beträchtlichen Fortschritt zu komplizierterem Verhalten.

Bei Urodelen (Siredon, Triton) bildet sich an dem ventralen Myotomfortsatz eines jeden Segments zuerst dessen mediale Lamelle zu Muskelfasern aus, der primitive obliquus internus trunci mit schräg ventral- und kopfwärts verlaufenden Fasern. Weiterhin tritt eine laterale Muskellamelle auf, die von der dorsalen Urwirbelkante abwärts und vom ventralen Ende des ventralen Myotomfortsatzes aufwärts entsteht. Die laterale Muskellamelle entwickelt sich erst, nachdem die laterale Myotomlamelle, das Cutisblatt, sich zu embryonalem Bindegewebe aufgelöst hat. In der dorsalen Rumpfhälfte bleibt diese Schicht nur kurze Zeit von der medialen Hauptmuskelmasse trennbar: Bald

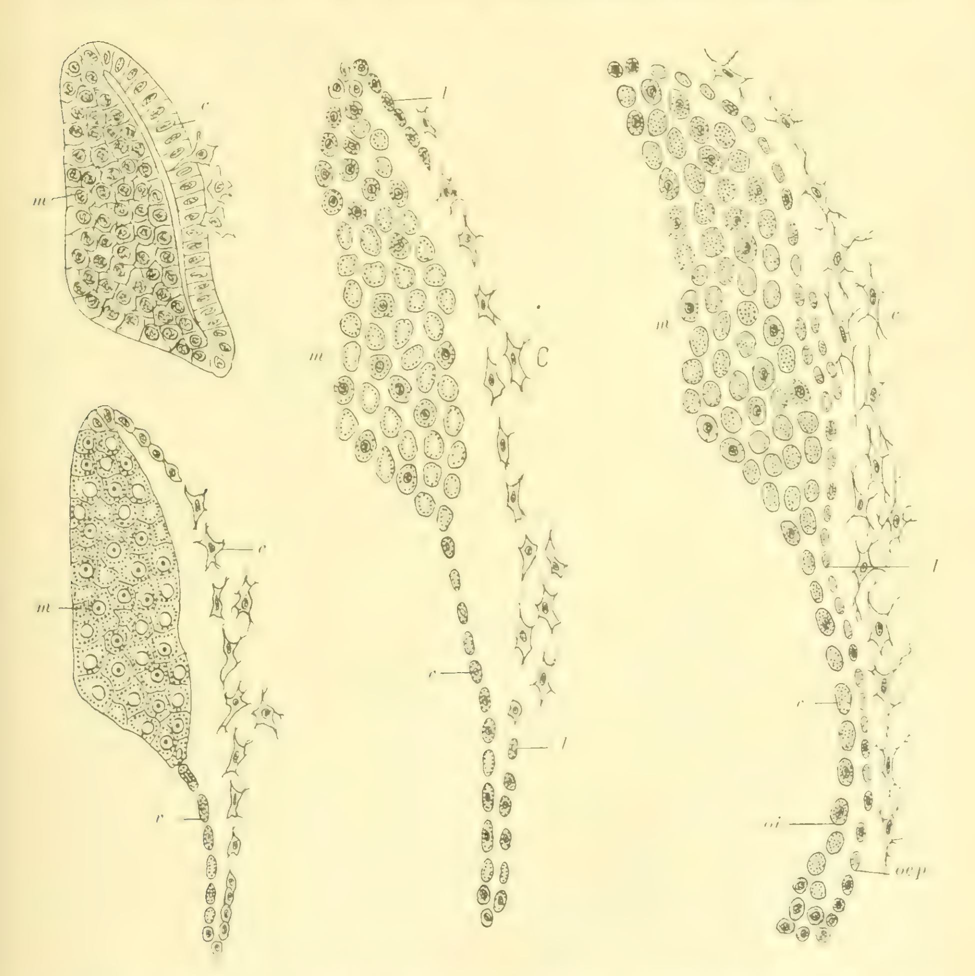


Fig. 28. Senkrechte Schnitte durch Myotome von Siredonembryonen verschiedenen Alters. *m* Muskelblatt. *c* Coriumblatt. *l* laterale Muskellamelle. *v* ventraler Myotomfortsatz. *oi* m. obliquus internus. *oep* m. obliquus externus profundus. (Schemata nach Maurer.)

vereinigt sie sich vollkommen mit ihr und ist nicht mehr als selbständige Schicht nachweisbar.

Nicht so in der ventralen Rumpfhälfte. Hier ist die laterale Muskellage stets scharf getrennt von der stärkeren medialen Schicht, in Folge des gekreuzten Verlaufs ihrer Fasern, der schräg ventral- und schwanzwärts gerichtet ist. Dieser zweitgebildete ventrale Rumpfmuskel ist der primäre obliquus externus trunci (Fig. 28 *oep*). Die beiden Muskeln vereinigen sich am ventralen Ende des Myotomfortsatzes zu einer einheitlichen Masse gestreckter Fasern, welche den primären Rectus darstellen. Die gesamte Muskulatur zeigt einen streng metameren Aufbau. Diese primäre ventrale Rumpfmuskulatur, wie sie sich bei jungen Urodelenlarven frühzeitig aus dem ventralen Myotomfortsatze entwickelt, zeigt eine Uebereinstimmung mit den bei Teleostiern geschilderten Zuständen.

Während bei letzteren aber der geschilderte Zustand den fertig gebildeten, zeitlebens bestehen bleibenden Befund darstellt, ist er bei Urodelen nur ein vorübergehender Larvenzustand, aus welchem sich bald kompliciertere Verhältnisse ausbilden. Diese kommen nicht nur den Caducibranchiaten, sondern auch den Derotremen und perennibranchiaten Formen zu. Bei Siredon und Triton sehen wir, daß innerhalb des obliquus internus ein transversus trunci, außerhalb des primären obliquus externus der sekundäre obliquus externus und drittens vom ventralen Ende und der Oberfläche des primären Rectus aus ein sekundärer Rectus zur Ausbildung kommt. Im Gegensatz zu den drei zuerst gebildeten Muskeln: dem obliquus internus, externus (ext. profundus) und primären Rectus, welche als die primäre Gruppe der ventralen Rumpfmuskeln von mir bezeichnet wurden, sind die drei letztgenannten: der transversus, obliquus externus superficialis und Rectus superficialis als sekundäre Gruppe zusammenzufassen. Letztere spalten sich von den primären Muskeln ab (Fig. 29a).

In der ersten Gruppe fand ich die für das Wasserleben geeignete Muskulatur, sie besteht schon bei Teleostiern. Die sekundäre Gruppe stellt bei Urodelen die für das Landleben geeignete Muskulatur dar. Dies ergiebt sich aus ihrem späteren Verhalten. Bei allen Urodelen bestehen beide Gruppen. Bei Derotremen und Perennibranchiaten ist die primäre Gruppe stets überwiegend ausgebildet, die Muskeln der sekundären Gruppe bleiben zarte Lagen. Bei Caducibranchiaten bestehen während der Larvenzeit dieselben Verhältnisse. Zur Zeit der Metamorphose ändert sich das aber, insofern nun die Muskeln der sekundären Gruppe sehr voluminös werden, während die primären Muskeln eine Reduktion in verschiedenem Maße erfahren. Bei Salamandra geht dies weiter als bei Triton. Letzterer behält die vier Schichten in der seitlichen Bauchwand, wenn auch obliquus internus und externus profundes sehr spärlich werden, so daß sie oft nicht mehr geschlossene Lagen darstellen, sondern nur aus getrennten Bündeln bestehen. Der primäre Rectus (Rectus profundus) bleibt an seinem lateralen Rande auch mit beiden Muskeln in Verbindung (Fig. 29b). Bei Salamandra maculata ist vom obliquus externus profundus fast nichts übrig und der Obliquus internus ist ganz in den mächtigen transversus aufgegangen. Der primäre Rectus profundus ist von den seitlichen primären Muskeln an seinem lateralen Rande völlig getrennt und bildet ein selbständiges Muskelband mit regelmäßiger Segmentierung, die sich vom Schambein bis zum Zungenbein erstreckt (der Hyo-

pubicus). Er wird überlagert vom sekundären Rectus superficialis, der ihn medialwärts weit überragt und allein mit dem anderseitigen in der ventralen Mittellinie zusammentrifft.

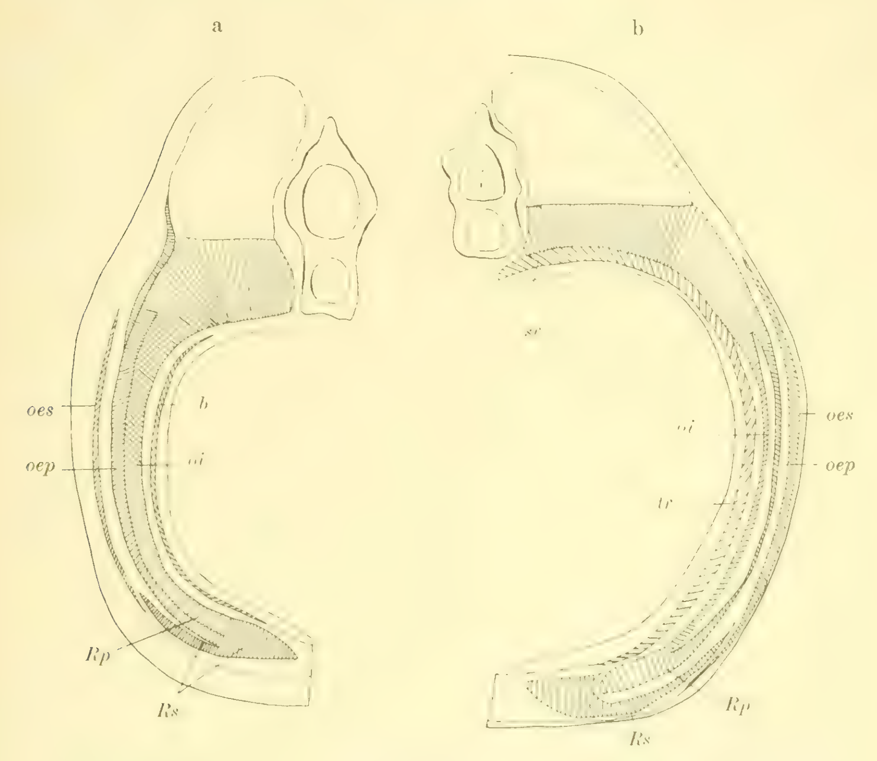


Fig. 29a u. b. Triton. Querschnitt der Rumpfmuskulatur. Schema. a. Larve. b. nach der Metamorphose. *oes* musc. obliquus ext. superficalis. *oep* m. obl. ext. profundus. *oi* m. obliquus internus. *tr* m. transversus. *Rp* Rectus prof. *Rs* Rectus superfic. *sv* m. subvertebratis. (Nach Maurer.)

Die anuren Amphibien werden hinsichtlich der Entwickelung ihrer ventralen Muskulatur verschieden beurteilt. Kästner ist der Ansicht, daß bei ihnen nur die von mir bei Urodelen als primäre Muskeln bezeichnete Gruppe zur Ausbildung komme, während nach meinen Untersuchungen im Gegenteil gerade die sekundären Muskeln der Urodelen hier sich stärker entfalten. Die erste Anlage stellt sich wie bei Urodelen dar, indem ein ventraler Myotomfortsatz von allen Muskelsegmenten in die ventrale Rumpfwand herabwächst. Die Aufblähung des Rumpfes (durch das Auswachsen des Darmes zu der voluminösen Dünndarmspirale) beeinflußt auch die ventralen Myotomfortsätze. Aus ihrer medialen Lamelle bilden sich zuerst Muskelfasern aus, ein obliquus internus kommt zuerst zur Anlage und er setzt sich ventralwärts in einen primären Rectus fort. Diese sind aber keine geschlossene Muskelschichten, sondern stellen weit auseinander gesprengte Faserbündel dar. Ein primärer obliquus externus kommt nicht zur Anlage. Dagegen sehen wir am Ende der Larvenperiode bei der Kaulquappe innerhalb des primären obliquus

internus einen transversus auftreten, und gleichzeitig mit diesem entsteht ein obliquus externus. Außerdem sehen wir zur selben Zeit medial vom primären Rectus, unter mächtiger Vermehrung seiner Fasern, an dessen medialem Rand gleichsam einen Nachschub des Rectus sich bilden. So kam ich zu der Deutung der Verhältnisse in dem Sinne, daß in früher Larvenperiode bei Anuren eine primäre ventrale Muskulatur wie bei Urodelen zur Anlage kommt, die durch das Fehlen eines primären obliquus externus unvollständig bleibt. In später Larvenperiode treten 3 Muskeln auf, die genau den sekundären Muskeln der Urodelen entsprechen. Verfolgt man nun die Weiterbildung zur Zeit der Metamorphose und kurz nach dieser, so sieht man, daß diese 3 letztgenannten Muskeln sehr mächtig werden. Der Obliquus internus, der zuerst entstand, schwindet. Man sieht noch kurze Zeit seine Reste in Form weniger sehr dicker Muskelfasern zwischen den beiden bleibenden seitlichen Bauchmuskeln angeordnet. Der Rectus bleibt ein einheitlicher Muskel, indem der neuentstandene spätere Nachschub die zuerst gebildeten Fasern aufnimmt. So bildet sich nicht ein tiefer und oberflächlicher Rectus, wie bei Urodelen. Während in der Ontogenese der Anuren drei seitliche Rumpfmuskeln auftreten, sehen wir, daß der mittlere von diesen später schwindet und nur zwei: der obliquus ext. und transversus übrig bleiben, die an ihren ventralen Enden den Rectus zwischen sich fassen. Bis jetzt ist die von mir gegebene Deutung, daß darin die sekundären Urodelenmuskeln vorliegen, die einzige, welche die Befunde erklärt. Ob sie durch eine andere bessere Deutung ersetzt wird, bleibt abzuwarten.

Die Reptilien zeigen hinsichtlich ihrer ventralen Rumpfmuskulatur viel kompliziertere Zustände als die Amphibien. Ihre Entwickelung, d. h. wie die Schichten in der Ontogenese zur Ausbildung kommen, ist von mir bei Lacerta genau geschildert worden. Daraus ergiebt sich, daß bei dieser Form die erste Anlage der ventralen Muskulatur völlig mit derjenigen der Fische und Amphibien übereinstimmt, insofern auch hier die mediale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes zuerst Muskelfasern ausbildet, welche in einfacher Schicht zunächst einen primitiven obliquus internus trunci darstellen. Dann bildet sich von der dorsalen wie ventralen Myotomkante herab- resp. hinaufwachsend eine laterale Muskellamelle aus. Damit ist ein Zustand gegeben — bei Eidechsenembryonen, die am Ende des siebenten Tages nach der Ablage dem Ei entnommen wurden — der völlig mit der Anlage der primären Muskelgruppe der Urodelen übereinstimmt: die mediale Lamelle stellt einen obliquus internus, die laterale einen obliquus externus dar und beide vereinigen sich an ihrem ventralen Ende zu einer einheitlichen Masse, dem primitiven Rectus. Diese erste Anlage ist allerdings bei Lacerta nicht sehr weit in die ventrale Rumpfhälfte herabgerückt, die Bauchwand wird in größter Ausdehnung noch durch die membrana reuniens inf. gebildet (Remak). Dieselbe besteht nur aus sehr zartem Ektoderm, spärlichen embryonalen Bindegewebszellen und dem Epithel. der Somatopleura der Parietalplatten (Fig. 30 *mr*). Die Weiterbildung dieser Anlage vollzieht sich bei Lacerta nun anders als bei Urodelen. Die primäre Muskulatur erfährt keine Rückbildung, sondern sie bleibt nach Abspaltung sekundärer Muskeln noch selbst in Form wichtiger Muskeln erhalten. Ihre Erhaltung und Weiterbildung ist veranlaßt durch die stärkere Ausbildung der Rippen.

Die laterale Muskellamelle verschmilzt in der dorsalen Rumpfhälfte, nachdem sie sehr mächtig geworden ist, vom 8ten bis 12ten Tage nach der Eiablage mit der aus dem medialen Muskelblatt des Myotoms hervorgegangen Muskelmasse vollständig. In der ventralen Rumpfhälfte bleiben laterale und mediale Lamelle stets getrennt. Die laterale Lamelle bildet unter Vermehrung ihrer Elemente gerade unter der Seitenlinie eine mächtige Verdickung, den lateralen Muskelwulst. Am 8ten bis 9ten Tage bildet sich die knorpelige Anlage der Rippen aus und tritt zuerst mit der medialen Muskellamelle des ventralen Myotomfortsatzes in Verbindung. Dann beginnt die Differenzierung der Schichten der seitlichen Bauchmuskeln. Dieselbe spielt sich ab in Form einer Zerklüftung der beiden primären Lamellen, die stets eine in sich abgeschlossene Masse darstellen. Ein Zuschuß von Bildungsmaterial von seiten des Hautfaserblattes der Parietalplatten ist nicht nachweisbar. Aus der primären medialen Lamelle bildet sich als deren Grundstock der Intercostalis internus. Medialwärts spaltet sich der obliquus internus und transversus trunci ab. Ferner bildet sich vom medialen Winkel des Myotoms der Intercostalis in-

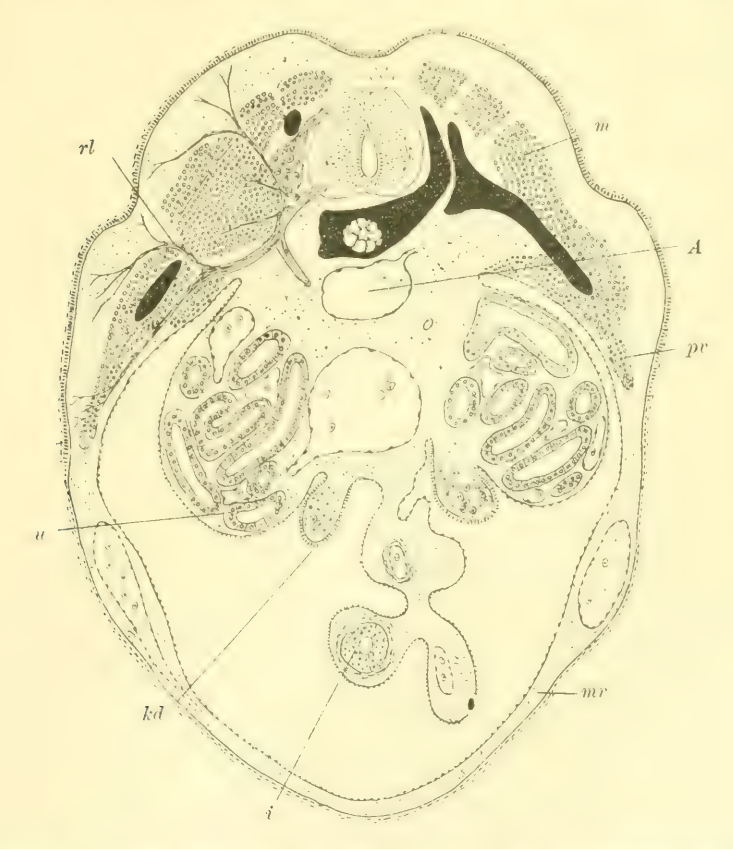


Fig. 30. Lacerta agilis, 10 Tage nach Eiablage, Rumpfquerschnitt im Bereich des 10. Myotoms. *m* Rumpfmuskelmasse. *pv* ventraler Myotomfortsatz. *rl* ram. lateralis der Spinalnerven. *A* Aorta. *u* Urniere. *Kd* Keimdrüse. *i* Darmrohr. *mr* Membrana reuniens inferior (primäre Bauchwand ohne Muskeln). Nach Maurer

ternus dorsalis longus aus (Subcostalis, transversus dorsalis). Die laterale primäre Muskellamelle sondert sich zunächst in eine dorsale und ventrale Portion. Die dorsale Portion ist der primäre laterale Muskelwulst, die ventrale ist die laterale Lamelle des schmächtigeren ventralen Myotomfortsatzes.

Aus dem primären Muskelwulst entwickeln sich der obliquus ext. superficialis und profundus sowie der Intercostalis externus. Ferner hebt sich ventral von den Anlagen dieser Muskeln eine neue Myoblastenmasse ab, die ebenfalls noch aus Teilen des primären Muskelwulstes hervorgeht und die ich als sekundären Muskelwulst bezeichnet habe. Dieser geht sich verjüngend kontinuierlich in die ventrale Portion der lateralen Muskellamelle über. Der sekundäre Muskelwulst stellt mit dem ventralen Teil der lateralen Muskellamelle, sowie den am meisten ventral gelegen Fasern der medialen Muskellamelle des ventralen Myotomfortsatzes die Anlage des Rectus dar (Fig. 31). Am Aufbau des Rectus sind somit die beiden, sowohl die laterale als die mediale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes beteiligt. Die dorsale Grenze des sekundären Muskelwulstes bildet den lateralen Rand des Rectus, dessen medialer Rand aus der ventralen Kante des ventralen Myotomfortsatzes hervorgeht. In der ersten Anlage läßt sich ein lateraler und medialer Teil des Rectus unterscheiden, späterhin kommt auch eine oberflächliche Portion zur Ausbildung. Aus dem medialen Rande der ersten Anlage bildet sich in den 3, vor dem Becken gelegenen Segmenten, die Anlage des Pyramidalis aus, der sich somit auch in der Ontogenese als ein Sonderungsprodukt des Rectus darstellt.

Die Differenzierung der Muskelschichten vollzieht sich an der medialen Muskellamelle anders als an der lateralen. Die mediale Lamelle, die schon 5 Tage nach der Eiablage beim Embryo aus fibrillenhaltigen Faseranlagen besteht, zeigt am 9ten Tage, daß die am weitesten medial, d. h. gegen das Cölomepithel gelegenen Fasern sich beträchtlich vermehren. Hier entsteht als kompakte Myoblastenmasse die einheitliche Anlage des m. obliquus internus und transversus. Dieselbe beschränkt sich auf die dorsale Hälfte des ventralen Myotomfortsatzes und hängt mit ihrem Mutterboden, der medialen Myotomlamelle kontinuierlich zusammen. Sie geht dorsalwärts in die Wucherungszone der medialen Myotomkante des subvertebralis über. Diese Wucherungszonen der medialen Muskellamelle, zuerst aus indifferenten Myoblastenzellen bestehend, bilden zunächst einheitliche Massen. Nachdem ihre Elemente unter Differenzierung quergestreifter Fibrillen zu Muskelfasern geworden, läßt ein einfacher Zerklüftungsprozeß die Massen sich in Schichten sondern und zwar in den obliquus int. und transversus. Diese lösen sich auch vom Grundstock, der zum Intercostalis internus und einem gewissen Teil des Rectus wird. Die Myoblasten, welche den subvertebralis bilden, breiten sich von dem medialen Myotomwinkel medialwärts gegen die Ventralfläche der Chorda weiter aus. Während demnach an der medialen Lamelle eine Muskelfaserschicht den Ausgangspunkt bildet, welche an bestimmten Stellen Wucherungspunkte als Anlage weiterer Muskeln entstehen läßt, findet die Differenzierung der lateralen Muskellamelle in einfacherer Weise statt. Hier bildet der primäre Muskelwulst, aus gleichartigen Myoblastenzellen bestehend, den Ausgangspunkt. Dieser Wulst wird einfach in die verschiedenen Schichten zerklüftet, sodaß alle Muskeln gleichartig und gleichzeitig zur Ausbildung kommen. Am spätesten kommt es zur Sonderung der Rectusanlage, da diese, die

ventrale Kante des Myotomfortsatzes in sich begreifend, am längsten die Bedeutung eines Vegetationspunktes behält.

Die weitere Ausbildung der ventralen Muskulatur besteht in dem ventralen Herabwachsen, das sich unter Mitbeteiligung der Epidermis,

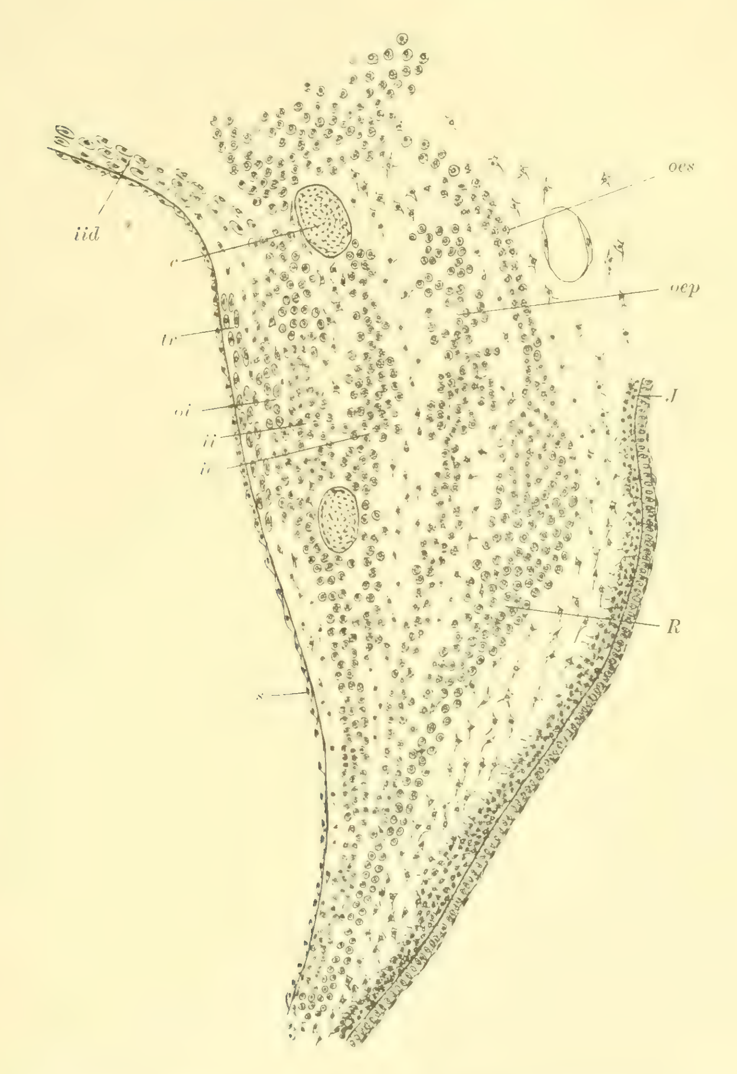


Fig. 31. Lacerta. Embryo, 16 Tage nach Eiablage. Querschnitt der rechten ventralen Rumpfwand. Differenzierung des ventralen Myotomfortsatzes in die einzelnen Muskeln. *oes*, *oep* m obl. ext. superf. u. profundus. *ie, ii* m. intercostalis ext. u. int. *oi* m. obliquus int. *tr* m. transversus. *R* m. Rectus. *iid* Intercostalis int. dorsalis. *c* Rippe. *I* Integument. *s* Somatopleura. Nach MAURER.

des Corium und der Somatopleura vollzieht. Es handelt sich dabei um Ausbildung der ganzen ventralen Rumpfwand unter gleichzeitiger Rückbildung der membrana reuniens inferior durch Schrumpfung. Dieser Prozeß, der auch das Auswachsen der ventralen Rumpfmuskeln in sich schließt, verläuft beim Embryo in der Zeit vom 10ten bis 30ten Tag

nach der Eiablage. Der 31 Tage alte Foetus steht gerade vor dem Ausschlüpfen. bei ihm berühren sich die beiderseitigen Recti in der linea alba.

Bis zum 10ten Tage vermißt man zwischen den Elementen der Muskelanlagen Bindegewebszellen. Solche dringen von da an sowohl von der medialen, wie von der lateralen Fläche aus ein. Am 16ten Tage schon sieht man nicht nur die Anlagen der Muskelschichten durch bindegewebige Elemente getrennt, welche die Anlage der intermuskulären Fascien und des äußeren Perimysiums bilden, sondern auch zwischen die Fasern der einzelnen Muskeln sind Bindegewebszellen allenthalben eingedrungen, die Anlage des inneren Perimysiums darstellend (Fig. 31). Die erste Anlage des Rectus läßt eine mediale und laterale Portion unterscheiden. Die laterale Portion ist durch den sekundären Muskelwulst dargestellt, die mediale ist gebildet durch das ventrale Ende der lateralen Muskellamelle, das ventrale Ende der medialen Muskellamelle sowie die ventrale Kante des Myotomfortsatzes, in welcher sich beide Muskellamellen vereinigen. Kurz vor dem Verlassen des Eies tritt eine reichliche Vermehrung von oberflächlichen Muskelfasern in der ganzen Breite des Rectus auf. Diese beim Ausschlüpfen noch ganz zarten Fasern sind die Anlage des späteren Rectus superficialis, der durch seine innige Beziehung zum Integument ausgezeichnet ist. Er bildet sich erst postembryonal stärker aus und ist ein Derivat der ersten Rectusanlage in ihrer ganzen Breite. Als weiteres Differenzierungsprodukt des Rectus wurde der musc. pyramidalis angegeben. Seine erste Anlage erscheint schon bei Embryonen, die 8 Tage nach der Ablage dem Ei entnommen wurden: An den 3 vor den hinteren Extremitätenstummeln gelegenen Segmenten ist die ventrale Myotomkante medialwärts eingebogen und bildet einen dicken Wulst von Myoblasten. Dieser Wulst ist die Anlage des musc. pyramidalis, der bei 12 Tage alten Embryonen schärfer abgegrenzt ist, bei 31 Tage alten Foeten schon, wie beim erwachsenen Tier, eine dreieckige Muskelplatte darstellt.

In Betreff der Verhältnisse bei Schildkröten verweise ich auf eine Arbeit von Favaro (1903).

Bei den Vögeln ist die ontogenetische Ausbildung der Schichten der ventralen Rumpfmuskulatur nur fragmentarisch bekannt. Darüber liegen allein die Angaben von Engert über das Hühnchen vor. Es bestehen im allgemeinen viel einfachere Verhältnisse als bei Reptilien, und es entwickelt sich der fertige Zustand auf dem kürzesten Wege, somit ebenfalls einfacher als bei Reptilien.

Der ventrale Myotomfortsatz der einzelnen Segmente bildet nicht 2 getrennte Muskellamellen primär aus, die in einer ventralen, lange Zeit epithelial abgrenzbaren Kante endigen, sondern die ganze Zellenmasse bildet ein einheitliches Blastem mit freier Vegetationsspitze. Diese einheitliche Myoblastenmasse sondert sich in verschiedene Lagen durch Spaltung. Als einheitliche Masse erscheint die Anlage der ventralen Rumpfmuskulatur bis zum 5ten Tage. Im Laufe des 6ten Tages spaltet sich lateral der obliquus externus zuerst ab, so daß er zunächst an seinem ventralen Ende noch mit der Vegetationsspitze in Verbindung bleibt. Von dieser bezieht er noch längere Zeit Bildungsmaterial. Dann trennt sich ebenfalls noch am 6ten Tage der Transversus medial, mit einer freien Vegetationsspitze ab. Die Anlage besteht dann aus obliquus externus, internus und transversus und der ventralen Vegetationsspitze, die zu den beiden erstgenannten Muskeln noch weiter Bildungsmaterial abgiebt und auch den Rectus hervorgehen läßt. Am 7ten Tage entstehen die Intercostalmuskeln, externi und interni, aus dem

oberen Teil des obliquus internus hervorgehend. Erst am 8ten Tage erscheint der Rectus, abgrenzbar, in der ventralen Vegetationsspitze. Am 8ten Tage gliedern sich die Levatores costarum von den äußeren Intercostalmuskeln ab.

Ueber die Art und Weise der Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur der Säugetiere und des Menschen ist bis jetzt nichts auszusagen, da alle Autoren sich auf jugendliche Zustände beschränkt haben und man nur die Angabe findet, daß eine Zerklüftung einheitlicher Anlagen eintritt. Ueber die Entwickelung der Serrati postici wissen wir nichts, ebensowenig ist die Entwickelung des für Säugetiere charakteristischen Panniculus carnosus bekannt. Auch über die erste Anlage der gesamten ventralen Muskulatur gehen die Ansichten sehr weit auseinander, wie schon oben berichtet wurde.

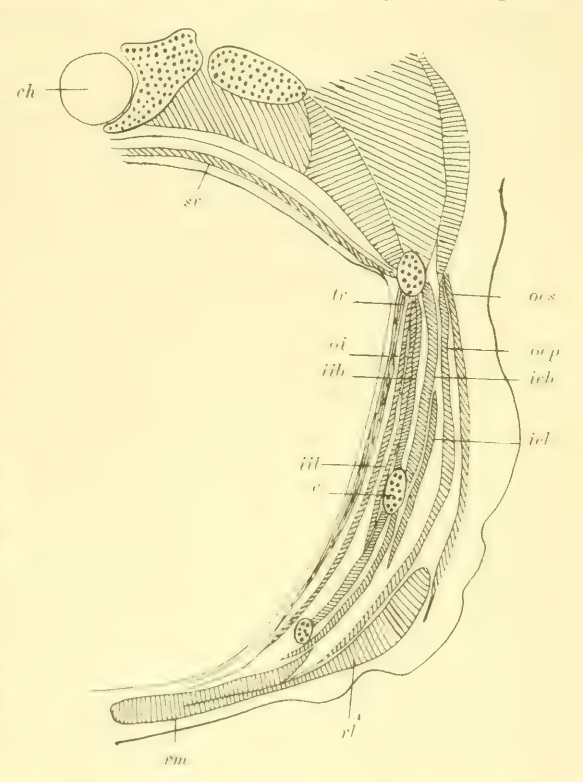


Fig. 32. Lacerta. Querschnitt der Rumpfmuskulatur. Schema. *oes* musc. obliq. ext. superf. *ocp* m. obl. ext. profundus. *iel* m. intercostalis ext. longus. *ieb* m. intercostalis ext. brevis. *iil* m. intercostalis internus longus. *iib* m. intercost. internus brevis. *oi* m. obliq. internus. *tr* m. transversus. *rl* m. rectus lateralis. *rm* m. rectus medialis. *sv* m. subvertebralis. *Ch* Chorda dorsalis. *c* Rippe. Nach Maurer.

c) Die Entwickelung der Muskulatur der paarigen Extremitäten.

Schon Monro (1785) hat erkannt, daß die Muskulatur der Extremitäten einen Abschnitt der Rumpfmuskulatur darstellt. Er schloß dies aus dem Verhalten der Nerven. Auch heute noch, wo wir über die Entwickelungsvorgänge dieser Muskelgruppe Einiges wissen, finden wir doch gerade in der Innervation bei erwachsenen Formen noch den einzigen wertvollen Fingerzeig für die Beurteilung der Herkunft eines Muskels. Die vergleichend anatomische Forschung ist hier weiter gedrungen, als die entwickelungsgeschichtliche. Für die Entwickelung der Extremitätenmuskulatur bei Amphibien und Amnioten ist die Tatsache der Innervation das einzig sicher Erkannte, welches den Schluß nahe legt, daß auch hier diese Muskelgruppe von den Myotomen des Mesoderms und nicht von den Parietalplatten aus gebildet wird.

Seitdem Balfour (1881) zuerst erkannt hat, daß die Muskulatur der paarigen Extremitäten bei Selachiern von einer größeren Anzahl

von Myotomen stammt, indem von deren ventraler Kante epitheliale Knospen in das Mesenchym der Extremitätenleisten eindringen, ist eine große Reihe von Arbeiten über diesen Gegenstand erschienen. (DOHRN, P. MAYER, RABL, MOLLIER, v. BEMMELEN, BOYER, CORNING). Dieselben haben die BALFOURschen Angaben im wesentlichen bestätigt, in Bezug auf die histologische Weiterbildung der Knospen, sowie auf die Zahl der zu einer Extremität tretenden Knospen erweitert. Damit sind Gegner der GEGENBAURschen Lehre von der Phylogenie der Extremitäten entstanden (DOHRN, RABL, MOLLIER), aber auch Anhänger dieser Lehre konnten die Tatsachen der Entwickelungsgeschichte sehr wohl mit der GEGENBAURschen Lehre in Einklang bringen (BRAUS).

Die Tatsachen zeigen, daß die Muskelplatten, da wo sie mit ihrem ventralen Ende die Extremitätenanlage erreichen, nach außen abbiegen und in diese Anlage eintreten. So gelangen kleine Stücke mehrerer Muskelplatten in die Extremitätenanlage und gliedern sich von den Muskelplatten ab. Sie liefern das Gewebe für die Muskulatur der Gliedmaßen (BALFOUR). Nach DOHRN giebt jedes Myotom zunächst 2 Primärknospen in die Extremität ab. Jede dieser Knospen teilt sich in eine dorsale und eine ventrale Sekundärknospe.

Nach RABL und MOLLIER bestehen bei Abschnürung der proximalen Primärknospen und bei der Teilung derselben in die Sekundärknospen eigentümliche Ring- und Sichelstadien, die bei Squaliden (Scyllium, Carcharias) nicht auftreten. DOHRN fand, daß auch von Myomeren die nicht zu den Eytremitätenanlagen in Beziehung treten, Muskelknospen ausgebildet werden. Sie verfallen einer frühzeitigen Rückbildung. Er fand sie zwischen Vorder- und Hinterflosse. Auch PAUL MAYER und RABL fanden diese Abortivknospen und konstatierten ihren Schwund. MOLLIER fand bei Torpedo, daß die Anlage der Vorderflosse sich über die ersten 26 Somite erstreckt und daß im Bereich der folgenden 12 Somite die Beckenflosse zur Anlage kommt. hier also embryonal eine kontinuierliche Brustbeckenflosse besteht. Die Anlage entwickelt sich von vorn nach hinten fortschreitend. Bald sondern sich beide Flossen durch Einengung ihrer Basis.

Bei Torpedo sind die Knospen kompakt, die proximale vom vordern, die distale vom hinteren ventralen Winkel eines Myotoms ausgehend. Sie wachsen ventro-lateral in das Mesenchym der Extremitätenanlage ein. Alle Muskelknospen, welche in eine Extremitätenanlage eindringen, zeigen eine konvergente Wachstumsrichtung, so daß die proximalen nach hinten, die distalen nach vorn lateralwärts einwachsen. Nach MOLLIER bilden bei Torpedo 26, bei Pristiurus 11, bei Mustelus die 10 proximalen Myotome Muskelknospen zur Brustflosse. BRAUS hat die gleichen Vorgänge bei Spinax niger geschildert. Hier sind die epithelial gebauten Knospen mit einem Lumen versehen. Bei Mustelus trennen sich die Muskelknospen vom Myotom nach MOLLIER erst zur Zeit der Teilung der Primärknospen in die sekundären. Bei Torpedo bleibt der Zusammenhang mit dem Myotom noch länger erhalten.

Bei Spinax wie Torpedo vollzieht sich nach RABL und BRAUS die Sonderung der Knospen an allen Myotomen gleichartig. Die vordere (rostrale, proximale) Knospe bleibt etwas gegen die distale (caudale) Knospe zurück. Jede Knospe wird zu einer Platte, die mit dünnem Stiel am Myotom ansitzt und dann eine Durchbrechung erfährt. Sie wird für kurze Zeit ringförmig.

Am medialen Verbindungsbügel lockern sich die Zellen. Der laterale bleibt bestehen und so kommt die Sichelform der Knospe zu stande. Diese Knospe löst sich bei Spinax schon frühzeitig vom Myotom ab

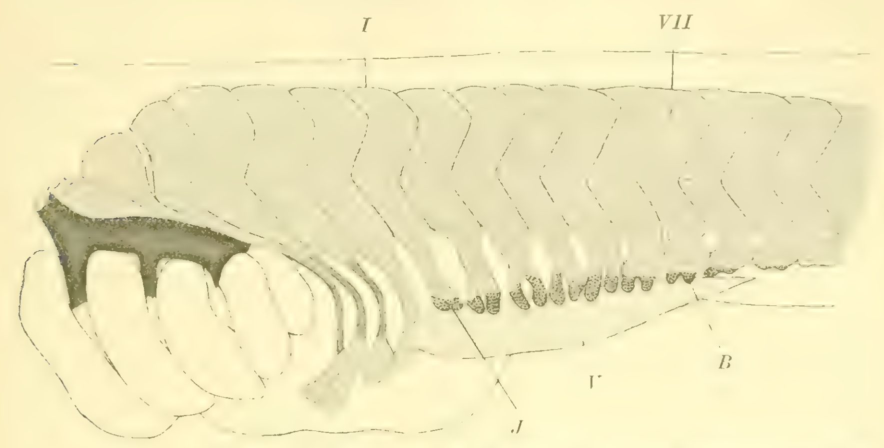


Fig. 33. Spinax niger, Embryo 19 mm lang. Vordere Rumpfmyotome und metotische Urwirbel. *r* Brustflosse. *A—B* Muskelknospen der Brustflosse. *I—VII* Rumpfmyotome. Nach Braus.

(Braus), während sie bei Torpedo (Rabl) zunächst mit dem Myotom verbunden bleibt. Hier wächst der mediale Bügel, mit dem Myotom verbunden, ventralwärts als Myotomfortsatz zur Bildung der ventralen Rumpfmuskulatur in die ventrale Rumpfhälfte weiter. Die Sichel sondert sich dann in eine dorsale und ventrale Hälfte, die noch längere Zeit in Verbindung bleiben. Bei Spinax tritt die völlige Trennung bei Embryonen von 27 mm Länge ein. Hier treten auch in der Basis der Knospe (d. h. in dem nach dem Innern der Flosse zu gelegenen Blatt) die ersten embryonalen Muskelfasern auf (Braus). Bei Embryonen von 30 mm Länge sind überall Muskelfasern gebildet, welche sich zu geschlossenen Muskeln zusammenfügen und ringsum von der Bindesubstanz der Flosse begrenzt werden. Von den epithelialen Lamellen, welche ursprünglich die ganzen Knospen bildeten, ist nur ein Rest je am distalen Kopf eines jeden Muskels übrig geblieben. Die Stelle ist von außen daran kenntlich, daß sie keulenförmig aufgetrieben ist (Braus). Die Muskelknospen bilden nach Braus nur Muskelfasern, kein Mesenchym.

Später treten wieder Anastomosen der verschiedenen Knospenderivate auf (Braus, Mollier) und zwar verbinden sich nicht nur die dorsalen und ventralen Knospen eines Myotoms untereinander, sondern auch die Derivate verschiedener Myotome. Bei Scyllium und Carcharias teilen sich die Primärknospen nach Rabl und Mollier einfacher. Es kommt kein Ringstadium zu stande. Es bildet sich vielmehr eine Henkelform und das Mittelstück reist ein. Bei Spinax ist noch anzugeben, daß die Knospen sich von vorn nach hinten fortschreitend ausbilden und ablösen. Von den 11 beteiligten Somiten bilden das 2ᵗᵉ bis 10ᵗᵉ je 2 Knospen, das erste nur eine caudale, das 11ᵗᵉ nur eine rostrale Knospe.

Was die Entwickelung der Beckenflosse betrifft, so findet Braus bei Spinax niger, daß vom 12ᵗᵉⁿ bis 17ᵗᵉⁿ Myotom keine Knospen gebildet werden. Das 18ᵗᵉ Myotom bildet wieder die erste Muskelknospe.

Von da bis zum 29ten Somiten werden weitere Muskelknospen abgegeben. Während bei Pristiurus und Scyllium nach DOHRN, MAYER und RABL zwischen Brust- und Beckenflosse Abortivknospen zur Anlage kommen, die BRAUS bei Pristiurus bestätigt, fehlen solche bei Spinax nach BRAUS gänzlich. Bei Spinax bilden in der Folge sich noch Knospen bis zum 40ten Somit aus. Doch treten nur die Doppelknospen vom 28ten—35ten Myotom in die Anlage die Beckenflosse ein. Die übrigen vom 18ten—27ten und 36ten—40ten Myotom gebildeten Knospen bleiben abortiv und verkümmern. Vom 18ten—21ten sowie vom 40ten Myotom werden nur je eine Knospe gebildet, die übrigen lassen 2 Knospen entstehen. Die Weiterbildung der in die Beckenflosse eintretenden Knospen spielt sich einfacher ab als an der Brustflosse, insofern ein Ring- und Sichelstadium der Primärknospen fehlt. Es entsteht, wie bei Scyllium und Carcharias eine Henkelform und durch Schwund des Mittelstücks kommen die sekundären Knospen, dorsale und ventrale zu stande, die sofort an der bleibenden Stelle liegen. Die Veranlassung zu dieser Verschiedenheit der speziellen Differenzierung der Knospen erblickt RABL in dem Umstand, daß die Primärknospen sich bei Pristiurus relativ rascher vom Myotom ablösen. Dies wird von BRAUS bestritten, da auch bei Spinax die Knospen sich sehr rasch ablösen und doch Ring- und Sichelbildung erkennen lassen.

Nicht alle in den Flossen der Selachier zur Ausbildung kommenden Muskeln treten in Form von Muskelknospen in die Extremitätenanlage ein. Nach BRAUS findet vielmehr in einigen Fällen eine abgekürzte, schnellere Lieferung von Muskelbildungszellen in die Extremität statt. BRAUS hat dies am Hinterrande der Brustflosse von Pristiurus und Torpedo beobachtet. Hier sind es Mesodermzellen, embryonale Zellen, welche aus der Muskelplatte des Urwirbels durch Proliferation hervorgingen. Solche sind einzeln, d. h. nicht in geschlossenen Massen in die Flossenanlage eingewandert, haben sich frühzeitig dem Flossenmesenchym beigesellt. So kommt BRAUS zur Unterscheidung von 3 verschiedenen Entwickelungsmodis der Extremitätenmuskulatur, die alle 3 bei Selachiern nachweisbar sind. Ihre Unterscheidung ist besonders wichtig mit Hinblick auf die Entwickelungsvorgänge der Extremitätenmuskulatur höherer Wirbeltiere:

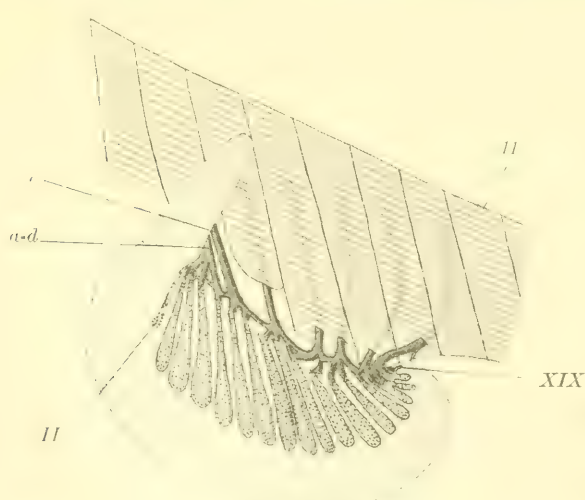


Fig. 34. Spinax niger, 30,5 mm lang. Brustflosse mit Muskelanlagen I-XIX. *11* elftes Rumpfmyotom. *a—d, e* Spinalnerven. Nach BRAUS.

1) Der erste Modus ist der, daß ein Myotom zwei Muskelknospen an seinem ventralen Rande in die Extremitätenanlage abgiebt. Dabei bleibt der epitheliale Verband der Anlage erhalten. Entweder nimmt nun jede Knospe Henkelform an und zerschnürt sich in eine dorsale und ventrale Sekundärknospe (Pristiurus, Mustelus, selten bis Spinax) oder es kommt zur Ring- und Sichelbildung und die Sichel zerschnürt sich zu Sekundärknospen (Spinax und Torpedo). Dieser erste Modus ist der verbreitetste bei Selachiern und ist nur bei diesen beobachtet worden, findet sich bei keinem höheren Wirbeltier.

2) Ein zweiter Modus findet sich bei Selachiern nur am vordern Rande der Brustflosse von Spinax: Hier bildet sich nur eine Muskelknospe am ventralen Rand des Myotoms. Sie löst sich ab und schnürt sich durch, bleibt aber nicht im epithelialen Verband, sondern sie löst sich dann in ihre Elemente auf. Diese verbinden sich mit den Elementen anderer Knospen und entwickeln Muskelfasern. Dieser 2te Modus ist auch in wenigen Fällen bei höheren Wirbeltieren gefunden worden.

3) Der dritte Modus ist der, wie oben angegeben, am Hinterrande der Brustflosse von Pristiurus und Torpedo von Braus gefundene: Es bildet sich überhaupt keine Muskelknospe, sondern die Elemente treten zerstreut aus der Muskelplatte des Urwirbels aus und verteilen sich im Flossenmesenchym, wo sie dann unter Vermehrung die Anlagen der Muskeln bilden. Es ist dies eine abgekürzte, schnell verlaufende Abgabe von Myoblasten aus dem Urwirbel. Während dieser Vorgang bei Selachiern nur selten auftritt, findet er sich nach den meisten Beobachtern sehr verbreitet bei den höheren Wirbeltieren [1]).

Auf die Beziehung zwischen der Zahl der Rumpfwirbel und Knorpelstrahlen will ich hier nicht eingehen. Rabl hat bekanntlich auf Grund seiner Untersuchungen eine Formel aufgestellt, $\frac{R}{2} + 4 = 10$. (R bedeutet die Radien, 10 die Rumpfwirbel), die dieses Verhältnis angeben soll. Diese Formel hat Widerspruch gefunden durch Mollier für Torpedo und Braus in ausführlicher Weise für Selachier, Holocephalen und Dipnoer. Doch fällt diese Frage unter die Extremitätenfrage überhaupt, die von Braus an anderer Stelle dieses Handbuchs abgehandelt ist.

Ueber Ganoiden liegen die sorgfältigen Untersuchungen Mollier's am Stör (Acipenser sturio) vor. Danach werden in die Brustflosse von 5 Myotomen je eine Muskelknospe am ventralen Ende in die Extremitätenplatte abgesandt. Dies erfolgt vom 6ten—10ten Myotom aus. Die Knospen sind epithelial gebaut und besitzen vorübergehend ein Lumen. Abortivknospen kommen weder an vor noch an hinter den genannten Knospen gelegenen Myomeren zur Anlage. Jede Primärknospe teilt sich in eine dorsale und eine ventrale Sekundärknospe. An ihrem dem Rumpf zugewandten Ende verschmelzen die einzelnen Knospenderivate zu einer einheitlichen Masse, aus welcher dann lateralwärts die einzelnen Knospen hervorragen. Bald aber schwinden unter der Vermehrung ihrer Elemente und Umwandlung zu Muskelfasern auch lateral die Knospengrenzen und Beuge- wie Streckmuskulatur einer Flosse bildet eine einheitliche Muskelmasse, die dann Anschluß am Skelet findet.

1) Diese Einteilung entnehme ich Braus (Morph. Jahrb. Bd. XXVII. 1898. p. 610). Die Umordnung erscheint mir hier zweckmäßig.

Die Beckenflosse bezieht bei Acipenser sturio ihre Muskulatur ebenfalls von Muskelknospen, welche aus der ventralen Kante von 9 Myotomen sich bilden, und zwar vom 26ten—34ten Myotom. Jedes Myotom giebt auch hier eine Primärknospe ab. Jede derselben teilt sich in eine sekundäre Streck- und Beugeknospe. Diese wachsen längs der Flossenwand zu langen Strängen aus. Die Muskelfaserbildung beginnt medial und schreitet lateralwärts in die Flosse hinein fort. Die Fasern vereinigen sich nur medial an der Flossenbasis zu einer einheitlichen Masse, lateral weiter in der Flosse bleiben die einzelnen Muskelbündel gesondert (Fig. 35b).

Ueber die Entwickelung der Teleostierflossen verdanken wir Corning, Boyer, Harrison und Guitel Angaben. Corning war zuerst der Ansicht, daß die Brustflosse durch ventrale einfache Muskelknospen von den 5 vordersten Myotomen aus entstünden, welche in die Extremitätenplatte einrücken. Diese Ansicht wird auch neuerdings von Guitel vertreten.

In Uebereinstimmung mit Harrison neigt aber auch Corning nunmehr der Auffassung zu, daß die Muskulatur der Brustflosse nicht in Form von Knospen angelegt ist, sondern daß dieselbe auf die oben als 3ter Modus angegebene Weise entsteht. Es treten diffuse Zellmassen von der Urwirbelplatte in die Flossenanlage und stellen das Bildungsmaterial der dorsalen und ventralen Muskeln dar. Die Muskelknospen, welche Corning an den genannten Myotomen erkannt hat, treten tatsächlich nicht in die Extremität ein. Boyer nimmt an, daß von diesen Knospen, welche die ventrale Rumpfmuskulatur bilden helfen, einzelne Zellen sich ablösen und in die Extremitätenanlage einrücken. Harrison untersuchte auch die Bauchflosse der Forelle und ist der Ansicht, daß die Bauchflosse ihr Muskelmaterial durch je eine Muskelknospe von der ventralen Myotomkante mehrerer Urwirbel erhält, während die Brustflosse, wie oben gesagt, durch einzelne Myoblastenzellen muskularisiert wird. Die Muskelknospen der Bauchflossen teilen sich nicht in eine dorsale und ventrale Sekundärknospe, wie bei Selachiern. An der Stelle wo die Knospe zuletzt noch zu erkennen ist, bildet sich aus ihrem Zellenmaterial der musc. adductor profundus. Ob an der Bildung des unmittelbar nachher auftretenden, gegenüberliegenden abductor profundus Muskelknospenzellen beteiligt sind, oder ob Mesenchymzellen seine Anlage bilden, ist nicht sicher entschieden. Dasselbe gilt von den erst später sich entwickelnden adductor- und abductor superficialis. An der Bauchflosse, welche der Brustflosse in der Ontogenese nachfolgt, würden dann noch ursprünglichere Verhältnisse bestehen, als an der Brustflosse. Darin liegt ein Grund, daß die 3 Modi in der von mir oben gegebenen Reihenfolge sich naturgemäß aneinander schließen.

Bei Dipnoern (Ceratodus) hat Semon ebenfalls ein Eintreten von Muskelknospen in die Extremitätenanlagen vermißt und schließt auf eine Herkunft der Extremitätenmuskulatur, die dem oben sub 3 genannten Modus entspricht.

Daß auch bei Amphibien die Extremitätenmuskulatur nicht in Form von Muskelknospen angelegt wird, wissen wir durch Götte, Kästner, Corning, Field und Esther F. Byrnes. Alle drücken sich sehr vorsichtig aus. Sicher ist nur, daß einzelne im Mesenchym der Extremitätenanlage verteilte Zellen in einer Zeit der Ontogenese als Myoblasten auftreten, sich differenzieren und die Anlage der Mus-

kulatur darstellen. Woher diese Zellen stammen, ist nicht direkt nachgewiesen. Man hat bald den 3ten obengenannten Modus angenommen (p. 63), so daß sie als Derivate des Myotoms aufgefaßt wurden, teils

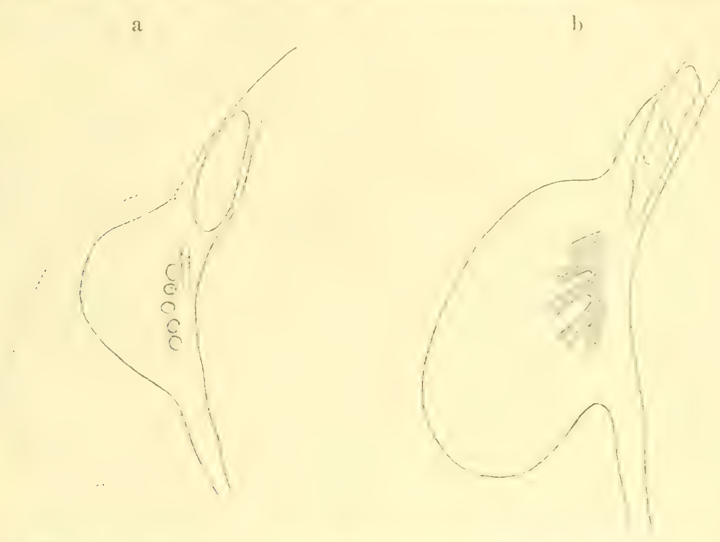


Fig. 35 a u. b. Brustflosse von Störembryonen mit Muskelknospen. Nach MOLLIER.

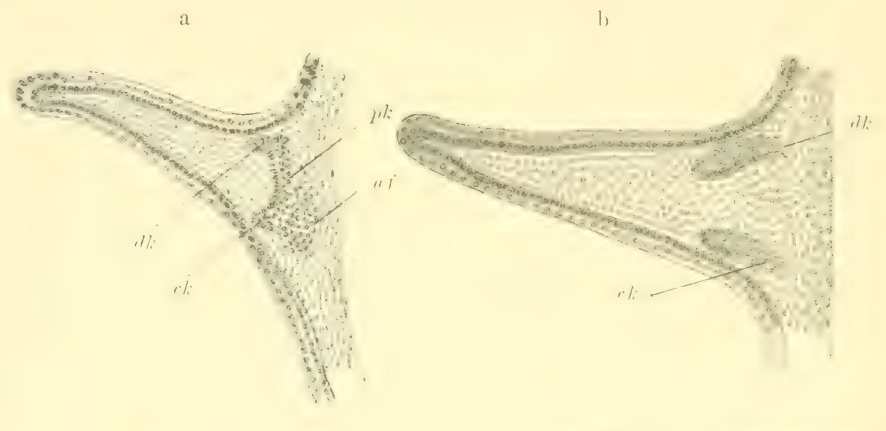
sind sie als Abkömmlinge der Somatopleura beurteilt worden. Die Zeit der Muskelfaserbildung entspricht dem Stadium, in welchem am Rumpf die sekundäre ventrale Muskulatur zur Entwickelung kommt.

Am bestimmtesten spricht sich FIELD für die Herkunft der Extremitätenmuskulatur aus ventralen Fortsätzen der Urwirbel (an der vorderen Extremität von Amblystoma von mindestens 6 Somiten) aus. Diese Fortsätze vereinigen sich mit dem von der Somatopleura stammenden Mesenchym der Extremitätenanlage. Für die hintere Extremität sind die Angaben unsicher, ebenso ist die Frage bei Rana nicht sicher entschieden.

Nach ESTHER BYRNES geht die ganze Extremitätenmuskulatur bei Anuren aus Elementen der Somatopleura hervor. Hier bleiben für die embryologische Forschung noch viele Aufgaben zu lösen.

Die Angaben über die Verhältnisse bei Reptilien widersprechen sich. VAN BEMMELEN und MOLLIER schildern Muskelknospen, welche bei Lacerta in die Extremitätenanlagen einsprossen und zwar je eine Knospe von den beteiligten Myotomen. Es würde also auch hier der 2te Modus der Muskelbildung bestehen, doch ist dieser insofern modifiziert, als nach MOLLIER vom 9ten—13ten Myotom auswachsende Knospen sich zusammenlegen. Sie wachsen in die Extremitätenplatte ein als eine gemeinsame aus der Verschmelzung von 5 Knospen hervorgegangene Zellenmasse, die sich dann in eine große Streck- und Beugeknospe teilt. Nach CORNING dagegen gehen vom 6ten—13ten Segment leicht konvergierende Knospen gegen die Extremitätenplatte zu, dringen aber nicht in dieselbe ein. CORNING läßt es unentschieden, wo die Muskelbildungszellen in der Extremität herstammen. Die genannten Muskelknospen sollen die Hals- und ventrale Rumpfmuskulatur bilden.

Doch weist Corning darauf hin, daß die 6te—13te Muskelknospen, wie sie bei der Eidechse bestehen, weder bei Anguis fragilis noch bei Tropidonotus natrix nachweisbar sind. Dies läßt doch ihre Beziehung zur Extremitätenanlage vermuten und tatsächlich hat auch Mollier entgegen den Angaben Cornings das Eindringen von Muskelknospen



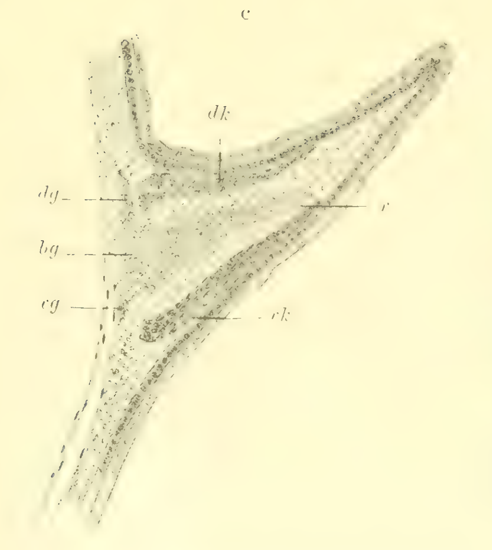


Fig. 36a—c. Schnitte durch die Brustflosse von Störembryonen. a) Embryo 7 Tage alt. *uf* Urwirbelfortsatz. *pk* primäre Knospe. *dk*, *vk* dorsale und ventrale Sekundärknospe. b) etwas älterer Embryo. *dk*, *vk* wie bei a. c) älterer Embryo. *dk*, *vk* wie oben. *dg* dorsaler Schultergürtel. *bg* Basales Gürtelstück. *vg* ventraler Schultergürtel. *r* Knorpelstrahl. Nach Mollier.

bei Lacerta neuerdings nochmals hervorgehoben, so daß diese Anschauung wohl am meisten für sich hat.

Die Extremitätenmuskulatur der Vögel geht nach Paterson, Kästner und Fischel nicht aus Muskelknospen hervor, sondern aus Zellmassen, welche der lateralen Myotomlamelle entstammen sollen.

Auch bei Säugetieren sind keine Muskelknospen in den Extremitätenanlagen gefunden worden. Paterson und Kollmann sehen in der diffusen Zellenmasse, die von der lateralen Myotomlamelle in die Extremitätenplatte eindringt, neben der Anlage für Mesenchymgewebe auch die Myoblastenzellen.

Nach Kollmann geht bei Säugetieren und dem Menschen die ganze ventrale Rumpfmuskulatur von der lateralen Lamelle der in die ventrale Rumpfhälfte herabwachsenden Myotome hervor. Diese wölben sich auch in die Extremitätenanlagen ein, die sogar früher ihr Myo-

blastenmaterial erhalten sollen, als die entsprechende ventrale Rumpfregion. Durch das axiale Mesenchymblastem der Extremitäten wird nach KOLLMANN das Myoblastenmaterial sofort in 2 Hauptmassen getrennt, welche die Anlage der Streck- und Beugemuskulatur darstellen. Eine größere Zahl von Myotomen senden auf diese Weise Muskelbildungsgewebe in die vordere und hintere Extremität ein, wie dies später noch an den spinalen Nervenplexus nachweisbar bleibt.

Vögel und Säugetiere würden also dem 3ten Modus, den ich oben angab (S. 63), folgen. Doch bedürfen diese Verhältnisse noch weiterer Untersuchungen.

d) Die Entwickelung der Muskulatur in den unpaaren Flossen der Fische.

Die dorsalen und ventralen Flossen enthalten bei Fischen ebenfalls Muskeln, welche von der Seitenrumpfmuskulatur aus gebildet werden. Wir begegnen auch dabei wieder der Erscheinung, daß die Anlage dieser Muskeln bei primitiven Formen durch epitheliale Muskelknospen gebildet wird, während bei höheren Formen diese Art der Anlage durch eine andere ersetzt wird: Dabei treten im Mesenchym verteilte Zellen als Myoblastenzellen allmählich hervor, ohne daß man im stande wäre, ihre erste Herkunft genau anzugeben.

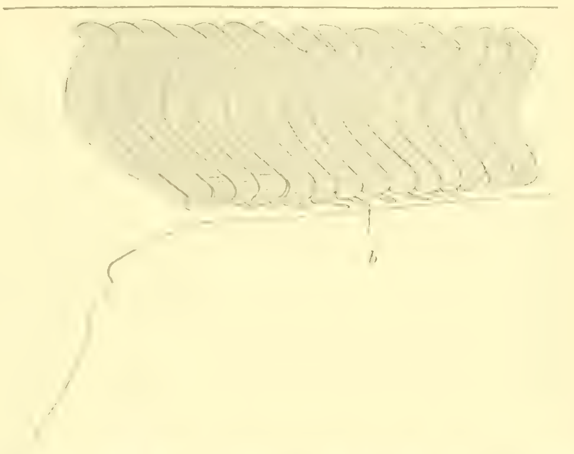


Fig. 37. Erste Muskelknospen der Beckenflosse eines Störembryo. *b* mittlere Muskelknospe. (Nach MOLLIER.)

Die erste Anlage der Muskeln dei Selachiern kennen wir durch DOHRN und PAUL MAYER. Hier tritt kein kontinuierlicher Flossensaum auf, sondern die Flossen entstehen als unabhängige lokale Bildungen. Die Anlage der beiden hintereinanderstehenden Rückenflossen besteht aus einer Grundlage von Mesenchymgewebe und ist von ektodermalem Epithel überzogen. In das Mesenchym hinein sprossen von den Myotomen aus jederseits Knospen, und zwar tritt die vorderste (kraniale) Knospe zuerst auf und die weiteren folgen von vorn nach hinten fortschreitend. Die vordere Rückenflosse erhält somit zuerst Muskelknospen, und zwar treten sie bei Pristiurusembryonen von 16 mm Länge auf. Die Knospen wachsen aus der Mitte oder dem vorderen oder hinteren Ende der dorsalen Kante eines Myotoms heraus, je nach der Lagebeziehung zur Flosse. Dabei bildet sich eine Konvergenz der Knospen aus. Später teilt sich eine jede Knospe in zwei. In die vordere Rückenflosse gehen von 7, in die hintere von 8 Myomeren je eine Primärknospe ab, die sich in je 2 sekundäre teilen. Die frühen Entwickelungsstadien sind bei Se-

lachiern nicht so regelmäßig und deutlich ausgeprägt, wie es nach Harrison's Schilderungen bei Teleostiern sich darstellt. Abortivknospen hat P. Mayer nur hinter der hinteren Rückenflosse bei Pristiurusembryonen nachgewiesen. Die Muskulatur der Afterflosse bildet sich nach P. Mayer später als die der Rückenflossen und in

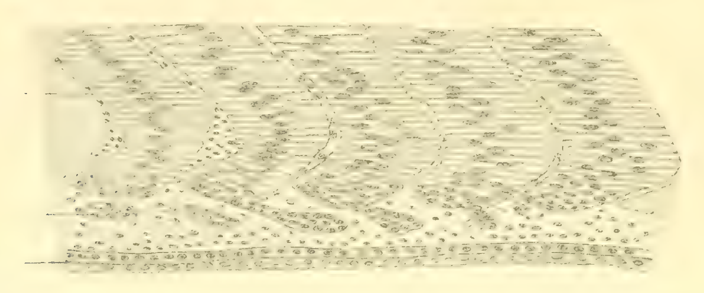


Fig. 38. Störenbryo, 5 Tage alt. Sagittalschnitt durch Myotome mit Muskelknospen für die Beckenflosse. (Nach Mollier.)

anderer Weise. Auch hier werden in der Gegend der Flossenanlage Muskelknospen von der ventralen Myotomkante gebildet. Von diesen treten aber die vorderen in die paarige Bauchflosse ein, während die hinteren verkümmern. Die Anlage der Afterflossenmuskulatur erfolgt später direkt aus der Ventralkante der Myotome, wo noch längere Zeit die epithelialen Zellen indifferent bleiben.

Die Muskulatur der Kaudalflosse entsteht später als das Skelett der Flosse. Abortivknospen kommen hier nicht vor. Die Enden der Myotome behalten lange den embryonalen Charakter. Allmählich treten die dorsalen Enden der letzten Myotome mehr an die Mittellinie heran und ihre Elemente bilden sich zu Muskelfasern um. Auch ventral neigen sie sich medianwärts und bilden Muskelbündel aus, welche am knorpeligen Skelett des Schwanzes Ansatz nehmen.

Bei Teleostiern haben Harrison und Favaro die Entwickelung der Muskeln der unpaaren Flossen genau studiert. Bei Salmo salar ist die Anlage der unpaaren Flossen zuerst ein einheitlicher Saum aus einer Grundlage von Mesenchym und ektodermalem Ueberzug. Durch lokale Vermehrung des Mesenchymgewebes entstehen die

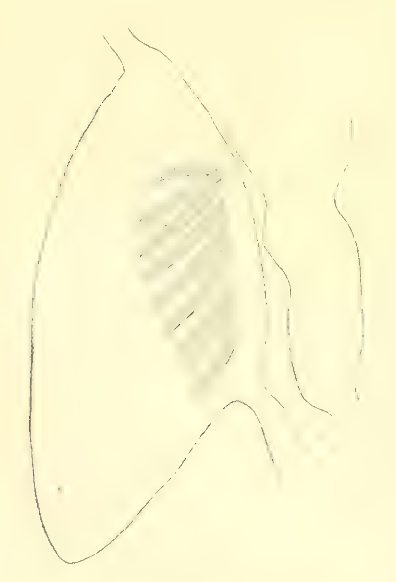


Fig. 39. Beckenflosse mit ausgewachsenen Muskelzügen eines Störembryo (Nach Mollier.)

Anlagen zuerst der Rücken-, dann der After- und zuletzt der Fettflosse. Nur die beiden ersteren erhalten Muskeln. Bei Salmo irideus tritt zuerst die After-, dann die Rückenflosse auf. In den ausgebildeten

Flossen bestehen an jedem Flossenstrahl 3 Paar Muskeln: der Erector, Depressor und Inclinator des Strahls jederseits. Außerdem tritt von vorn her ein Musc. carinalis anterior, von hinten her ein Musc. carinalis posterior zur Flosse. Die Entwickelung dieser Muskeln spielt sich nach HARRISON so ab, daß zuerst aus dem dorsalen vorderen Winkel jedes Myotoms in der Flossengegend eine Vermehrung des Myotomepithels stattfindet, die zur Bildung einer stäbchenförmigen Knospe führt. Diese Knospen sprossen in den Flossensaum hinein und erhalten terminale, kolbenartige Verdickungen unter Vermehrung ihrer Elemente. Die mittleren Knospen stehen senkrecht, die vorderen und hinteren konvergieren. Ihre Zahl ist nicht konstant. Sowohl kranial- wie kaudalwärts von der Flossenanlage bestehen rudimentäre Knospen,

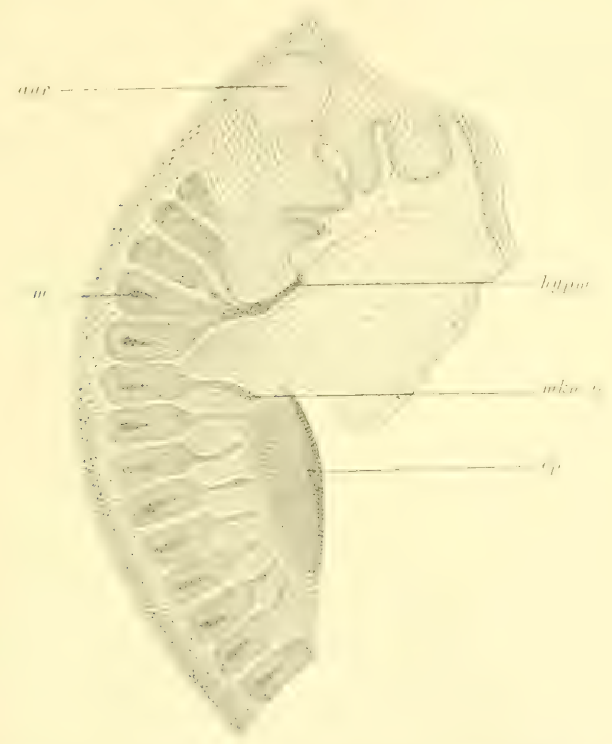


Fig. 40. Lacerta viridis-Embryo: Flächenpräparat. *m* Myotome. *hypm* Hypoglossusmuskelknospen. *mkn6* 6te Muskelknospe. *aur* Ohrbläschen. *ep* Extremitätenplatte. (Nach CORNING.)

die die Flosse nicht erreichen. Der 20te Urwirbel ist nach HARRISON meistens der erste, dessen Knospe in die Flosse wirklich eintritt, während der 30te Urwirbel die letzte solche Knospe abgiebt. Die mittleren Muskelknospen entstehen zuerst und die weiteren bilden sich nach vorn und hinten fortschreitend aus. Vor dem 20ten und hinter dem 30ten Urwirbel bestehen Abortivknospen: hinten hat HARRISON 8 gefunden, in späteren Stadien schwinden sie. Zur Afterflosse gehen etwas später von der ventralen Kante des 40ten bis 48ten Myotoms Muskel-

knospen ebenso wie an der Rückenflosse hervor. Zuweilen giebt das 39te die vorderste, das 49te Segment die hinterste Knospe ab.

Die weitere Entwickelung verläuft an Rücken- und Afterflosse gleichartig. Das die Knospen umgebende Mesenchym wuchert beträchtlich und dadurch werden die Knospen allmählich nicht deutlich abgrenzbar. Nur ihre Enden, welche die Basalfläche der Epidermis erreichen bleiben kenntlich. Die Knospenstiele verschwinden. Die Zellen der Knospen vermehren sich sehr reichlich und bilden die Musculi erectores allein aus. Ob die Anlagen der Inclinatores und Depressores aus Elementen des umgebenden Mesenchyms entstehen, konnte Harrison nicht entscheiden.

3. Die Entwickelung der elektrischen Organe.

Daß die elektrischen Organe dem Muskelsystem zugehören, insofern sie Muskelbildungszellen entstammen, die sich nach besonderer Richtung ausgebildet haben, hat zuerst Babuchin erkannt.

Bekanntlich finden sich diese Organe, je nach dem Grade ihrer Ausbildung als pseudoelektrische und elektrische unterschieden, nur bei einigen Selachierarten und zwar aus der Gruppe der Rajiden sowie bei einigen physostomen Teleostiern, also bei ältesten Formen der Knochenfische. Mit Hinblick darauf, daß diese Organe an ganz verschiedenen Teilen des Körpers, bei einigen Formen am Kopf (Torpedo), bei anderen am Rumpf (Malapterurus), bei wieder anderen am Schwanze (unter Selachiern bei Raja, unter Teleostiern bei Gymnotus, wo außerdem aus Flossenmuskeln kleine Organe gebildet werden) zur Ausbildung kommen, somit völlig heterogene Abschnitte des Muskelsystems in Anspruch nehmen und noch dazu bei stammesgeschichtlich weit getrennten Formen, kann man in diesen Gebilden keine monophyletischen Organe erblicken.

Doch sind sie histogenetisch vom gleichen Gesichtspunkte aus zu beurteilen. Ihre Elemente, die elektrischen Kästchen, zu Säulen aufgereiht, gehen aus Myoblastenzellen hervor. Nach Babuchin verdanken wir Fritsch, Krause, Engelmann, Iwanzoff, Ewart, Ballowitz und Ogneff genauere Mitteilung über die Entwickelung der elektrischen Organe.

Die Ausbildung dieser Organe ist bei Selachiern geringer als bei Teleostiern. Unter Selachiern zeigen die verschiedenen Arten von Raja die schwächsten Organe. Man hat sie als pseudoelektrische bezeichnet. Nach Stark und Robin sind die fertiggebildeten Organe lange spindelförmige Gebilde, zu beiden Seiten der Wirbelsäule in der Kaudalregion des Tieres; und zwar nehmen sie die hinteren drei Viertel des Schwanzes ein und reichen bis in die äußerste Schwanzspitze. Sie bilden die direkte Fortsetzung des lateralen Schwanzmuskels. Ihre Lage ist dorsal vom transversalen Septum der Seitenlinie, somit gehören sie dem dorsalen Abschnitt der Seitenrumpf-(resp. Schwanz)muskulatur an. Das Organ ist von einer fibrösen Hülle umgeben. Im Innern bestehen Scheidewände, aus Myosepten hervorgegangen, ferner bestehen weitere bindegewebige Längs- und Querscheidewände, wodurch ein kammeriger Bau des ganzen Organs zu stande kommt. Die Elemente bestehen schließlich aus von vorn nach hinten abgeplatteten Scheiben. Die Nerven treten von vorn her durch eine Schicht Gallertgewebe zur Platte und hinter der letzteren

findet sich ebenfalls Gallertgewebe, in welchem Blutgefäße verlaufen. **Jede Scheibe entspricht einer quergestreiften Muskelfaser**, die Platte selbst zeigt mäandrische Streifung und ist aus der quergestreiften Muskelsubstanz hervorgegangen (Babuchin).

Die ontogenetische Entwickelung wurde an Raja batis genau von Ewart geschildert. Hier bilden den Ausgangspunkt für die Entwickelung durch Myosepten getrennte Muskelkegel aus kontraktionsfähigen quergestreiften Muskelfasern in der obengenannten Schwanzgegend. Die erste Umbildung der Muskelfasern zu elektrischen Platten beginnt bei Embryonen von 6—7 cm Länge. Die Muskelfasern der betreffenden Myomeren werden keulenförmig durch Verdickung ihres vorderen Endes. Die Keulen wachsen beträchtlich in die Länge und besitzen zunächst noch ein abgerundetes Vorderende. Dasselbe nimmt durch Einsenkung der vorderen Fläche Napfform an. Daraus geht dann unter Abflachung und Verbreiterung die definitive Gestalt der elektrischen Scheibe hervor. Der hintere Teil der ursprünglichen Muskelfaser bleibt entweder als zarter bandartiger, zuweilen noch Querstreifung zeigender stengelförmiger Fortsatz erhalten, oder er schwindet ganz. Die inneren Veränderungen der sich zur elektrischen Platte umbildenden Muskelfasern spielen sich so ab, daß die Kerne sich reichlich vermehren und die mittlere streifige Lage verlassen, sich dagegen an der vorderen und hinteren Fläche der Scheibe anhäufen, wo sie einer reichlichen gemeinsamen Plasmamasse eingelagert sind. Durch Auswachsen der letzteren an der Hinterfläche in Form gestreifter Fortsätze und unter netzartiger Verbindung dieser Fortsätze entsteht das Balkenwerk der hinteren Lage einer Scheibe.

Die Umwandlung der Muskelfasern zu elektrischen Platten erfolgt langsam und nicht überall gleichzeitig. Sie beginnt in der Mitte des späteren ganzen Organs und schreitet nach vorn und hinten fort.

Bei Tieren von 12 cm Länge, kurz vor dem Verlassen der Eikapsel, ist der Prozeß abgeschlossen. Hervorzuheben ist, daß postembryonal keine Vermehrung der elektrischen Elemente stattfindet. Die weiteren Veränderungen bestehen nur in Größenzunahme der einzelnen Teile, ohne Hinzutreten neuer Muskelfasern durch Umwandlung.

An der ausgebildeten Platte unterscheidet Ewart 3 Schichten. Von vorn nach hinten: 1) die elektrische Schicht, in welcher das elektrische Nervennetz liegt, 2) die gestreifte Schicht und 3) die alveoläre Schicht. Ewart deutet die elektrische Schicht als vergrößerte Endplatte. Im Gegensatz dazu faßt Ballowitz dieses elektrische Endnetz als etwas von der Endplatte Verschiedenes auf, und eine besondere Bildung der elektrischen Platte mit Hinblick auf das Bestehen eines höchst komplizierten Nervennetzes feinster Fasern. Immerhin wird in diese Bildung doch die embryonale Nervenendplatte miteinbezogen. Dabei ist bis jetzt nicht verständlich, daß hier die Nervenfaser an dem vorderen Ende zu dem Elektroblasten tritt, während die ausgebildete Muskelfaser ihre Nerven immer an der Seite, meist ziemlich in der Mitte ihrer Länge aufnimmt.

Der ontogenetische Entwickelungsgang der elektrischen Scheibe bei Raja batis hat eine interessante Parallele in den fertigen Zuständen der elektrischen Scheiben bei verschiedenen anderen Arten der Gattung Raja. Es ist Ewart's Verdienst, auf die Bedeutung dieser verschiedenen Befunde für die Beurteilung der Phylogenese der elektrischen Organe hingewiesen zu haben.

Ewart unterscheidet Napf- und Scheibenform der Platten. Die Napfform ist die niedrigste einfachste Form. Sie bleibt bestehen bei 4 Arten von Raja: R. radiata, circularis, fullonica und eglanterica. Bei allen anderen Rajaformen besteht die Scheibenform, die sich dadurch als der höhere Zustand erweist, daß sie, wie auch oben bei Raja batis geschildert, in der Entwickelung das Napfstadium durchläuft. Wo die Napfform als definitiver Zustand bestehen bleibt, finden sich wieder verschiedene Verhältnisse, so daß man 3 Etappen in der Entwickelung der elektrischen Platten aus Muskelfasern festgelegt findet. Am primitivsten sind die fertigen Zustände bei Raja radiata: hier bestehen flache Näpfe mit langem breiten hinteren Stengelfortsatz (erster Beginn einer Abflachung der vorn keulenartig verdickten Muskelfaser). Der Napf besteht aus quergesteifter Substanz mit vielen Kernen und die quergestreifte Substanz geht kontinuierlich auf den Stengel über. Die Muskellage des Napfes ist von einer dünnen kernhaltigen Plasma-Schicht umgeben, die hinten ganz glatt ist. Vorn zur konkaven Napffläche tritt die reichlich verästelte Nervenfaser.

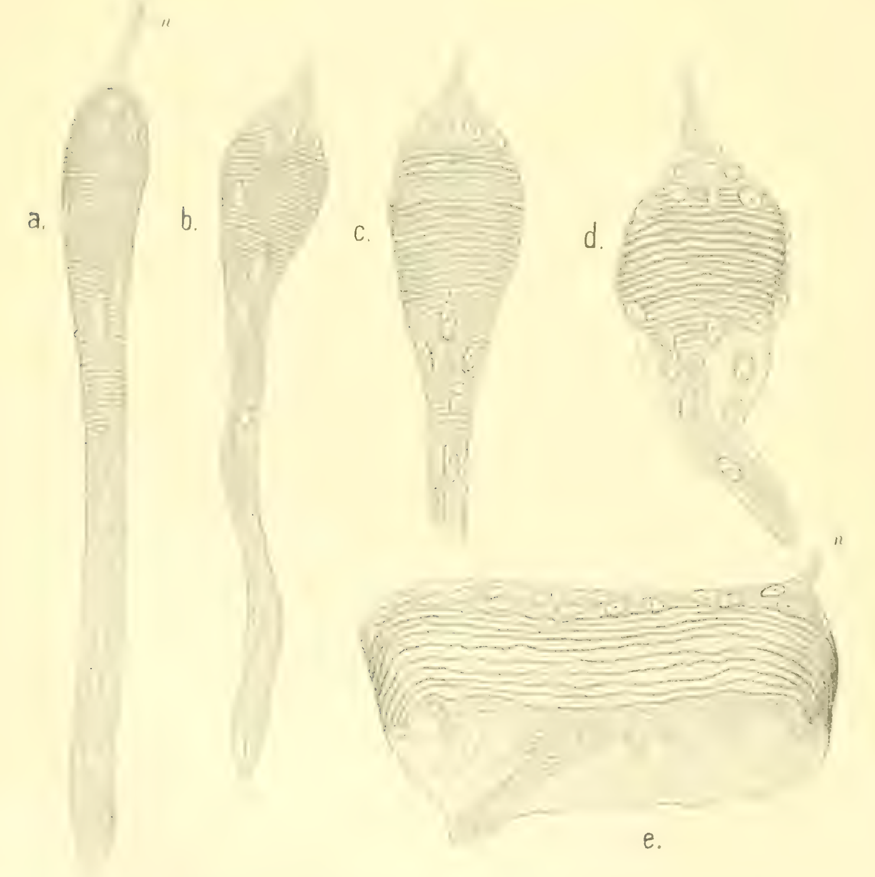


Fig. 41. Raja clavata. Embryo, 7½ cm lang. Entwickelung der elektrischen Platte *e* aus Muskelfasern. *n* zutretende Nervenfaser. (Nach Engelmann.)

Stellt dieser Zustand den primitivsten Befund elektrischer Organe überhaupt dar, so kommt noch hinzu, daß bei Raja radiata die Umbildung der Muskelfasern zu elektrischen Platten auch erst sehr viel später eintritt als bei Raja batis, nämlich erst lange Zeit nach dem Verlassen des Eies. Raja batis besitzt beim Ausschlüpfen bereits die fertigen pseudoelektrischen Organe.

Die zweite Form der Platten zeigt sich bei Raja circularis. Hier besitzen die Näpfe größere Tiefe und kleineren zarten Stengelfortsatz. Auch findet man in den Näpfen keine quergestreifte Muskelsubstanz mehr, sondern gebogene Lamellen mit noch zahlreichen Kernen. Die äußere Plasmaschicht ist reicher an Kernen. Die hintere Fläche ist nicht mehr ganz glatt, in der Nähe der Stengelbasis treten kurze Erhebungen auf. Der dritte Zustand findet sich bei Raja fullonica. Auch hier besteht noch die Napfform. Doch beginnt dieselbe sich zu verbreitern. An der Hinterfläche sind starke Fortsätze ausgewachsen, welche diesem Teil ein zottiges Aussehen verleihen. Der Stengelfortsatz ist noch schmächtiger geworden als bei R. circularis. Die Scheibe von Raja batis schließt sich nun hier an: der Napf glättet sich und breitet sich zur Scheibe aus, die Zotten an der Hinterfläche verbinden sich zu Netzen, die Kerne schwinden in dem mittleren Lamellenlager, das mäandrische Schichtung zeigt, und der hintere Stengelfortsatz verkümmert gänzlich.

Aehnliche Scheiben wie Raja batis besitz auch Raja clavata in den elektrischen Organen. Ueber deren histogenetische Ausbildung verdanken wir Engelmann genaue Angaben, besonders was den aus der quergestreiften Muskelsubstanz selbst hervorgehenden mittleren Teil der Platte, die mäandrische Schicht betrifft (Fig. 41). Engelmann legt seine Ergebnisse in verschiedenen Sätzen in knapper Form nieder, ihr wesentlicher Inhalt sei im folgenden mitgeteilt:

Die dünnen, stark lichtbrechenden Lamellen der elektrischen Platten sind der isotropen und die dicken, schwach lichtbrechenden, der anisotropen Substanz der quergestreiften Muskelfaser homolog. Ferner besteht in der Entwickelung der mäandrischen Schicht ein cänogenetisch abgekürzter Prozeß, und zwar um so mehr, je später im Lauf der Entwickelung der einzelnen Faser zur elektrischen Scheibe die Lamelle angelegt wird. Das Flächenwachstum der Scheibe beruht auf einer Vermehrung der Zahl der Fibrillen, nicht auf Dickenwachstum der einzelnen Fibrillen, und zwar erfolgt diese Vermehrung im wesentlichen an der Peripherie der Scheibe. Die Dickenzunahme der Lamellen beruht auf Verlängerung, die Dickenabnahme auf Kürzerwerden der Fibrillenglieder beider Schichten, besonders der anisotropen. Mit zunehmender Ausbildung der Lamellen wird die isotrope Schicht homogener, stärker lichtbrechend und fester, dagegen wird die anisotrope Schicht homogener und schwächer lichtbrechend, ihr Doppelbrechungsvermögen schwindet. Die polarisierende Wirkung schwindet schon sehr frühzeitig, schon ehe die Muskelfaser, welche eine elektrische Platte wird, jene erste keulenförmige Verdickung an ihrem Vorderende erfährt.

Zum Schlusse sei in betreff der elektrischen Scheibe noch erwähnt, daß mehrere Autoren angeben, daß wahrscheinlich bei manchen Formen die elektrischen Scheiben in bestimmten Abschnitten auch nach ihrer Umbildung noch Kontraktionen ausführen können.

Bei Torpedo kommen bei weitem leistungsfähigere elektrische Organe zur Ausbildung als bei Raja. Die Entwickelung der elek-

trischen Platten von Torpedo ist mehrfach geschildert worden (BABUCHIN, DE SANCTIS, KRAUSE, FRITSCH, OGNEFF). Hier bilden sich bekanntlich die Organe am Kopf aus. Das Material für die Bildung der elektrischen Organe bei Torpedo liefert ein Teil der Muskulatur des Kiefer-, Zungenbein- und der 3 folgenden Kiemenbogen. Es ist die äußere Gruppe der Kiefer- und Kiemenmuskeln von 5 Bogen. Besonders werden die ganz ventral gelegenen Muskeln in Anspruch genommen, während die tieferen dorsal entspringenden Muskeln als Muskeln bestehen bleiben. Es verlaufen 4 Nerven zu dem Organ, an welchem man auch 4 Komplexe oft später noch unterscheiden kann. Die erste Anlage tritt bei Torpedo nach DE SANCTIS erst auf, nachdem die zuerst dorsoventral verlaufenden mächtigen Kiemenspalten sich so weit geschlossen haben, daß sie nur noch als kleine Oeffnungen an der ventralen Fläche des Kopfes liegen. Die ganze Regio branchialis tritt dann in seitlichen Zacken hervor. Die Elektroblastenzellen liegen hier nicht der Längsachse des Körpers parallel, sondern sie sind dorsoventral angeordnet. Ihr ventrales Ende erfährt jene keulenförmige Verdickung. Diese Anschwellung bildet sich nach KRAUSE zuerst bei Embryonen von 3 cm Länge. KRAUSE ist der Ansicht, daß mehrere, etwa 2—3 Elektroblasten zur Bildung einer Platte verschmelzen, doch wird dies von OGNEFF wohl mit Recht aufs entschiedenste in Abrede gestellt: Jede Elektroblastenzelle bildet sich zu einer Platte aus. BABUCHIN giebt nur für Mormyriden an, daß hier mehrere Elektroblasten zur Bildung einer elektrischen Platte verschmelzen könnten.

Nach OGNEFF bildet sich bei Torpedo marmorata das Organ etwas früher aus als bei T. ocellata. Bei jungen Embryonen, bei welchen die Abrundung des Körpers zur Torpedoform gerade beginnt, besteht die Anlage des elektrischen Organs aus dicht zusammengeschlossenen dorso-ventral verlaufenden Säulchen, welche die ganze Dicke des Tieres durchsetzen. Die Säulchen bestehen aus langen spindelförmigen Zellen, welche in der Mitte einen großen ovalen Kern enthalten und an beiden Enden in lange band- und fadenförmige Ausläufer sich fortsetzen. Häufig findet man den Kern in Mitose, wobei er sich quer, d. h. zur Längsachse der Zelle senkrecht stellt. Schon jetzt enthalten die Zellen quergestreifte Fibrillen. Obgleich somit diese Elektroblasten mit Muskelbildungszellen im wesentlichen übereinstimmen, bestehen doch auch Unterschiede gegenüber Myoblastenzellen der angrenzenden embryonalen Muskelgebiete: Die elektrischen Elemente lassen sich viel schwerer isolieren und die Fibrillen sowie das Sarkoplasma sind nicht so klar und deutlich unterscheidbar wie in den Myoblasten, und ganz besonders ist die Querstreifung viel weniger deutlich ausgeprägt.

Die Differenzierung der Säulchen beginnt an der medialen Seite des elektrischen Organs und schreitet lateralwärts fort. In jedem Säulchen liegen viele Zellen und jede dieser bildet sich zu einer Platte aus. Die Säulchen sind von Bindegewebe umhüllt, ebenso die Zellen. Es tritt nun eine keulenförmige Verdickung des ventralen Endes der Elektroblasten ein und es bildet sich unter Vermehrung der Kerne und den gleichen Vorgängen, wie es oben bei Raja batis geschildert wurde, eine elektrische Scheibe oder Platte aus jeder Zelle. Diese liegen in der Säule dorsoventral übereinander geschichtet. Die nach oben (dorsalwärts) gerichteten fadenförmigen Fortsätze sind ganz geschwunden. Die Nervenfasern treten an verschiedenen Stellen zur

elektrischen Säule: bald an deren ventralen, zuweilen am dorsalen Ende oder auch an der Seite. Die Nervenfasern sollen nach OGNEFF an und in den Säulchen mit besonderen Endverzweigungen frei endigen. Später erkennt man, daß zu jeder Platte in der Säule eine Nervenfaser und zwar von der ventralen Fläche der Platte aus herantritt. Die Platte zeigt zuerst in ihrem Inneren zahlreiche Kerne, später aber findet man solche nur an der oberen und unteren Fläche, d. h. an der Peripherie, wie es oben bei Raja geschildert wurde. Die ursprünglich quergestreiften Fibrillen verlieren ganz die Querstreifung, sind aber als kurze Fasern in der Platte noch nachweisbar. Es gelten demnach wohl auch hier die betreffs Raja oben angeführten Sätze ENGELMANN's.

Zum Schlusse möchte ich nochmals auf die Bedeutung der bei Torpedo ventral, bei Raja kranial gelegenen Nerven der elektrischen Schicht zurückkommen. BALLOWITZ verwirft wohl mit Recht ihre Auffassung als mächtig entfaltete Nervenendplatte. Sie ist thatsächlich eine viel kompliziertere Bildung, denn sie geht aus viel mehr Bestandteilen der embryonalen Elektroblastenzelle hervor. Indem die Nervenfaser zu dem keulenförmigen Ende der Elektroblasten tritt, nimmt sie die ganze vordere (Raja), resp. ventrale (Torpedo) mächtige kernreiche Plasmamasse zur Beteiligung an der Bildung jener elektrischen Schicht in Anspruch. Der feinere, ungemein komplizierte Bau des hier sich entfaltenden Nervennetzes, ebenso wie die Struktur der anderen Schichten haben von BALLOWITZ eine genaueste Untersuchung und Schilderung erfahren. Des weiteren darauf einzugehen, ist hier nicht der Platz.

Die elektrischen Organe der Teleostier, welche solche Organe überhaupt ausbilden, sind viel mächtiger entfaltet als diese Organe bei Selachiern.

Von Gymnotus kamen Embryonen und ganz junge Tiere noch nicht zur Untersuchung. Nach FRITSCH gehen die großen Organe aus ventralen Teilen der Schwanzmuskulatur hervor, während die kleinen Organe durch Umbildung aus den oberen Bündeln der inneren tiefen Schicht der Flossenmuskeln entstehen. Hier treten die Nerven zur Hinterfläche der Platten und die vordere Plattenfläche entwickelt die Papillenschicht. Es besteht also eine umgekehrte Anordnung der einzelnen Platte wie bei Rajiden, was wohl auch in der Art der Entwickelung zum Ausdruck kommen muß. BALLOWITZ hat Tiere von verschiedener Größe untersucht und kommt zu Resultaten, die sich an die Angaben von FRITSCH anschließen. Die elektrischen Säulchen nehmen bei Gymnotus im Alter beträchtlich an Zahl ab. Bei jungen Tieren findet man die größte Zahl. Daraus ist zu schließen, daß postembryonal keine Bildung neuer Säulchen stattfindet. Dagegen spielt sich im Leben ein fortwährender Schwund der Säulchen ab. Die stärkste Ausbildung erfahren die mittleren Säulchen, während die am weitesten oben und ebenso unten angeordneten Säulchen schwinden. Diese letzteren Säulchen sind schon bei jungen Tieren viel schmächtiger als die mittleren.

Ueber die Entwickelung der elektrischen Organe von Malapterurus vermag ich keine Angaben zu machen. Wir wissen, daß hier die Platten in anderer Anordnung wie bei Gymnotus sich finden und den Verhältnissen bei Raja insofern entsprechen, als die Nervenseite kranialwärts liegt. Doch nimmt gerade mit Hinblick auf die Inner-

vation dieser Organe der Malapterurus eine Sonderstellung ein. Es tritt jederseits nur ein Nerv zu dem Organ, der unter reichlicher Verästelung zu jeder Platte schließlich eine Faser sendet. Dieser Nerv entspringt zwischen dem 2ten und 3ten Spinalnerven, so daß hier die Organe dem vorderen Rumpfgebiet angehören.

Ueber die Entwickelung des elektrischen Organe von Mormyrus und Gymnarchus ist bis jetzt nichts bekannt geworden.

Litteratur.

Agassiz *and* **Witman.** *The development of osseous fishes. Mem. of the Museum of Comp. Zool. Cambridge März* **1885.**

Allis. *The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journ. of Morph. XII.* **1897.**

Babuchin. *Entwickelung der elektrischen Organe und Bedeutung der motorischen Endplatten. Vorl. Mitt. Centralbl. f. d. med. Wissensch. No. 16.* **1870.**

— *Ueber die Bedeutung und Entwickelung der pseudo-elektrischen Organe. Centralbl. f. d. med. Wissensch. No. 35.* **1872.**

— *Nachträgliche Bemerkungen und Berichtigungen zu meinen Mitteilungen über den Bau und die Entwickelung der elektrischen Organe. Centralbl. f. d. med. Wissensch.* **1875.**

— *Uebersicht der neuen Untersuchungen über Entwickelung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudo-elektrischen Organe. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med.* **1876.**

— *Zur Begründung des Satzes von der Präformation der elektrischen Elemente im Organ des Zitterfisches. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.* **1883.**

Ballowitz. *Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen. Anat. Hefte. Bd. VII.* **1897.**

— *Ueber den Bau des elektrischen Organs von Torpedo etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII.*

— *Zur Anatomie des Zitteraals (Gymnotus electricus) mit besonderer Berücksichtigung seiner elektrischen Organe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.* **1897.**

— *Ueber die Uebereinstimmung des feineren Baues der elektrischen Organe bei den stark elektrischen und schwach elektrischen Fischen. Anat. Anz. Bd. XIII.* **1897.**

Bardeen. *The development of the Musculature of the Body Wall in the Pig etc. Johns Hopkins Hospital Reports. Vol. IX.* **1900.**

— *and* **Lewis.** *Development of the Limbs, Body-Wall and Back in Man. Americ. Journ. of Anat. Vol. I.* **1901.**

v. Bemmelen. *Ueber die Herkunft der Extremitäten- u. Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889,**

Bonnet. *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer. Arch. f. Anat. u. Physiol.* **1884** *u.* **1889.**

Braus, H. *Beiträge zur Entwickelung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. I. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. Morph. Jahrb. Bd. 27.* **1899.**

— *Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXI. N. F. XXIV.* **1898.**

Bremer. *Ueber Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.*

Bridge. *The mesial Fins of Ganoids and Teleosts. The Journ. of the Linn. Soc. Zool. Vol. XXV.* **1896.**

Bujour. *Contributions à l'étude de la Metamorphose de l'Ammocoetes branchialis à Petromyzon Planeri. Thèse. Extr. de la Revue biolog. du Nord de la France. T. III. Lille* **1891.**

Burdon Sanderson *and* **Gotsch, F.** *On the electrical Organ of the Skate. Journ. of Physiol. Vol. IX.* **1888.**

Byrnes. *Experimental studies on the development of limb muscles in Amphibia. Journ. of Morph. Vol. XIV.* **1898.**

Corning. *Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XXII.* **1894.**

— *Ueber die Entwickelung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verh. d. anat. Ges. Basel* **1895.**

— *Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**

Corning. *Ueber die Entwickelung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXVIII.* **1899.**
— *Ueber die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Morph. Jahrb. Bd. XXIX.* **1900.**
Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI, die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. aus d. zool. Stat. z. Neapel. Bd. V.* **1884.**
— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IX, die unpaare Flosse in ihrer Bedeutung für die Beurteilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon. Mitt. d. zool. Stat. z. Neapel. Bd VI.* **1885.**
Drüner. *Ueber die Muskulatur des Visceralskelets der Urodelen. Anat. Anz. Bd. XXIII.* **1903.**
Engelmann. *Die Blätterschicht der elektrischen Organe von Raja in ihren genetischen Beziehungen zur quergestreiften Muskelsubstanz. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LVII.* **1894.**
Engert. *Die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Morph. Jahrb. Bd. XXIX.* **1900.**
Ewart. *The electrical Organ of the Skate. On the development of the electrical Organ of Raja batis. Philos. Transact. of the Royal Soc. London. Vol. CLXXIX.* **1889.**
— *On the Structure of the electrical Organ of Raja circularis. Ebenda* **1889.**
— *The electrical Organ of the Skate. The electrical Organ of Raja radiata. Ebenda* **1889.**
— *The electrical Organ of the Skate, Observations on the Structure, Relations, progressive Development and Growth of the electrical Organ of the Skate. Ebenda* **1893.**
Favaro. *Ricerche sulla Morfologia e sullo Sviluppo dei Musculi gracili del dorso (Musculi supracarinales) dei Teleostei. Archiv. italian. di Anat. e di Embriol. Vol. I.* **1902.**
— *Cenni anatoma-embriologici intorno al Musculus retractor arcuum branchialium dorsalis nei Teleostei. Monit. zool. ital. Anno XIII.* **1902.**
— *Intorno ai musculi dorsali dei Lacertidi. Monit. zool. ital. Anno XIV.* **1903.**
— *Sopra lo sviluppo dei muscoli ventrali del tronco nei Cheloni. Ibid.* **1903.**
Felix. *Teilungserscheinungen an quergestreiften Muskelfasern menschlicher Embryonen. Anat. Anz. Bd. III.*
— *Ueber Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLVIII.*
Field. *Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlage bei den Amphibien. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**
Fischel. *Zur Entwickelung der ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskulatur bei Vögeln und Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. XXIII.* **1895.**
Fritsch. *Zwei Abhandlungen zu Dr. Sachs und E. Du Bois Reymonds Untersuchungen am Zitteraal (Gymnotus electricus). Leipzig* **1881.**
— *Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Beitrag zur Embryologie von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.* **1884.**
Froriep. *Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* **1882.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus etc. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abhdl.* **1883.**
— *Referat über Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Bonnet und Merkel, Ergebnisse. Bd. I.* **1891.**
— *Ibidem.* **1894.**
— *Zur Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. d. anat. Gesellsch. Halle* **1902.**
Fürbringer, M. *Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Jen. Zeitschr. Bd. VII.* **1873.** *II. Ibid. Bd. VIII.* **1874.** *III. Morph. Jahrb. Bd. I.* **1876.**
— *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Bd. I u. II. Amsterdam u. Jena.* **1888.**
— *Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jen. Zeitschr. Bd. XXX.* **1895.**
— *Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift f. Gegenbaur. Bd. III.* **1897.**
— *Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIV.* **1900.** *V. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVI. N. F. XXIX.* **1902.**
Gegenbaur. *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morph. Jahrb. Bd. XIII.* **1887.**
Godlewski. *Die Entwickelung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX.* **1902.**

Grenacher. *Beiträge zur näheren Kenntnis der Muskulatur der Cyklostomen und Leptokardier. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVII.* **1867.**
Guitel. *Sur le développement des nageoires pairs du Cyclopterus lumpus. Compt. rend. T. CXII.* **1891.**
— *Sur les bourgeons musculaires des nageoires pairs du Cyclopterus lumpus. Compt. rend. d. l'Acad. d. sc. T. CXVIII.* **1894.**
— *Recherches sur le développement des nageoires pairs du Cyclopterus lumpus. Arch. d. zool. expérimental. Sér. 3. T. IV.* **1896.**
Harrison. *The Metamerism of the dorsal and the ventral longitudinal Muscles of the Teleosts. Hopkins Univers. Circulars.* **1894.**
— *Die Entwickelung der paarigen und unpaaren Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**
Hatschek. *Ueber den Schichtenbau des Amphioxus. Anat. Anz.* **1888.**
— *Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. d. anat. Ges. Wien* **1892.**
Henneguy. *Embryogénie de la truite. Journ. de l'Anat.* **1888.**
Hertwig, O. u. R. *Die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena* **1881.**
Hoffmann, C. K. *Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI.* **1886.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachier. I. u. II. Teil. Morph. Jahrb. Bd. XXIV u. XXV.* **1896** *u.* **1897.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**
Jordan. *Die Entwickelung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Inaug.-Diss. Leipzig* **1888.**
Iwanzoff. *Das Schwanzorgan von Raja. Bull. de la soc. impériale de natur. d. Moscou.* **1895.**
— *Ueber den mikroskopischen Bau des elektrischen Organs bei Torpedo. Moskau* **1894.** *(Russisch.)*
Kästner. *Ueber die allgemeine Bildung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* **1892.**
— *Die Entwickelung der Extremitäten- und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* **1893.**
Kastschenko. *Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Entwgesch.* **1887.**
Killian. *Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. d. anat. Ges. München* **1891.**
Kollmann. *Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* **1891.**
v. Kupffer. *Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV.* **1890.**
— *Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Verh. d. anat. Ges. München* **1891.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. I. Die Entwickelung des Kopfs von Acipenser sturio. München u. Leipzig* **1893.**
— *Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. II.* **1893.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte etc. II. Die Entwickelung des Kopfes von Petromyzon Planeri. München u. Leipzig* **1894.**
— *Die Entwickelung des Kiemenskeletts von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Ektoderms. Verh. d. anat. Ges. Basel* **1895.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte etc. III. Die Entwickelung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. München u. Leipzig* **1895.**
— *Referat über die Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Bonnet u. Merkel, Ergebnisse* **1892** *u.* **1895.**
Krause, W. *Die Nervenendigung im elektrischen Organ. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.* **1887.**
Langerhans. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verh. d. Naturf. Ges. Freiburg* **1875.**
— *Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.* **1876.**
Leydig. *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig* **1852.**
— *Zelle und Gewebe. Bonn* **1885.**
Margo. *Neue Untersuchungen über die Entwickelung, das Wachstum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. Bd. XX.* **1862.**
Maurer, F. *Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur der urodelen Amphibien und deren Beziehungen zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.* **1892.**

Maurer, F. *Die Entwickelung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.* **1892.**
— *Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyklostomen und höheren Wirbeltieren, ein Beitrag zur Phylogenie der quergestreiften Muskelfaser. Morph. Jahrb. Bd XXI.* **1894.**
— *Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXII.* **1894.**
— *Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Festschr. f. C. Gegenbaur.* **1896.**
— *Die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur in Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXVI.* **1898.**
— *Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfaser. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse.* **1900.**
Mayer, P. *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. d. zool. Station Neapel. Bd. VI.* **1886.**
Mollier. *Zur Entwickelung der Selachierextremitäten. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**
— *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. das Ichthyopterygium. Merkel und Bonnet. Anat. Hefte. Bd. I.* **1894.**
— *Ueber die Entwickelung der fünfzehigen Extremität. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München* **1894.**
— *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. das Cheiropterygium. Merkel und Bonnet. Anat. Hefte.* **1895.**
— *Ueber die Entwickelung der paarigen Flossen des Störs. Merkel und Bonnet. Anat. Hefte.* **1897.**
Monro. *The Structure and Physiology of Fishes, explained and compared with those of man and other animals. Edinburgh* **1785.**
Neal. *The development of the hypoglossal musculature in Petromyzon and Squalus. Mus. Comp. anatomy at. Harward Coll. Vol XXXI.* **1897.**
Nussbaum. *Ueber Muskelentwickelung. Verh. d. anat. Ges. Berlin* **1896.**
Ogneff. *Ueber die Entwickelung des elektrischen Organs bei Torpedo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.* **1897.**
Oppel. *Ueber die Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.*
Paneth. *Die Entwickelung von quergestreiften Muskelfasern aus Sarkoplasten. Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wissensch. III. Abt. Bd. LXXXXII.* **1885.**
— *Zur Frage von der Natur der Sarkoplasten. Anat. Anz.* **1887.**
Paterson. *The Limb Plexuses of Mammals. Journ. of. Anat. u. Physiol. Vol. XXI.* **1887.**
— *On the Fate of the Muscle Plate and the Development of the spinal nerves and Limb Plexuses in Birds and Mammals. Quart. Jour. of. micr. Sc. Vol. XXVIII. N. S.* **1888.**
Platt. *The Development of the cartilaginous Skull and of the branchial aud hypoglossal Musculature in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. XXV.* **1897.**
Rabl. *Ueber die Differenzierung des Mesoderms. Verh. d. Anat. Ges. Würzburg* **1888.**
— *Ueber die Prinzipien der Histologie. Verh. d. anat. Ges. Berlin.* **1889.**
— *Theorie des Mesoderms. I. u. II. Teil. Morph. Jahrb. Bd. XV und XIX.* **1889** *und* **1892.**
— *Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. d. anat. Ges. Wien* **1892.**
— *Vorwort zum ersten Band der Theorie des Mesoderms. Leipzig* **1896.**
Reuter, *Ueber die Entwickelung der Augenmuskeln beim Schwein. Anat. Hefte. Bd. IX.* **1897.**
Rex. *Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L.* **1897.**
— *Zur Entwickelung der Augenmuskeln der Ente. Ebenda. Bd. LVII.* **1901.**
Robin. *Recherches sur un organe particulier qui se trouve sur les poissons du genre des Rajes. Compt. Rend. d. séances de l'Acad. d. sc. Paris. T. XXII.* **1846.**
— *Sur un appareil, qui se trouve sur les poissons du genre des Rajes et qui présente les caractères anatomiques les organes electriques. Annales d. sc. natur. III. Sér. Zool. T. VII. Paris* **1847.**
Ruge, G. *Die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Leipzig.* **1887.**
— *Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschr. für Carl Gegenbaur. Leipzig* **1897.**
Sachs. *Untersuchungen am Zitteraal (Gymnotus electricus). Nach seinem Tode bearb. von Du Bois Reymond. Leipzig* **1881.**
de Sanctis. *Embryogenia degli Organi elettrici delle Torpedine e degli organi pseudoelettrici delle Raie.* **1872.**
Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* **1879.**

Schneider. *Zur frühesten Entwickelung, besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Schneider, Zool. Beitr. Bd. II. Breslau* ***1887.***

Schultze, M. *Zur Kenntnis des den elektrischen Organen verwandten Schwanzorganes von Raja clavata. Arch. f. Anat. Physiol. u. wissensch. Med.* ***1858.***

— *Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Müllers Arch.* ***1861.***

Schulze, F. E. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der quergestreiften Muskelfaser. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.* ***1862.***

Scott. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.*

Semon, R. *Die Entwickelung der paarigen Flossen des Ceratodus Forsteri. Jen. Denkschriften. Bd. IV.* ***1898.***

Sewertzoff. *Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage nach der Metamerie des Kopfes. Bull. de la soc. d. Nat. de Moscou.* ***1895.***

— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. (I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen.) Bull. d. Nat. d. Moscou.* ***1899.***

Swaen. *Etudes sur la developpement de la Torpille. Arch. d. Biol. T. VII.* ***1886.***

Valenti. *Sopra le prime fasi di sviluppo della muscolatura degli arti. Mem. R. Accad. dell'Ist. Bologna. Ser. V. Tom. IX.* ***1902.***

Vetter. B. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.* ***1874*** *u. Bd. XII.* ***1878.***

van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. d. Königl. Akad. d. Wissensch. Amsterdam.* ***1882.***

— *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII.* ***1889.***

Zimmermann. *Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. d. Anat. Ges. München.* ***1891.***

— *Ueber Kopfhöhlenrudimente beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII.* ***1898.***

Zweites Kapitel.

Die Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane.

Von

Professor **Felix** u. Dr. **Bühler** in Zürich.

Die Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates gliedert sich von selbst in 4 Abschnitte:

1) Die Entwickelung der Harndrüsen und ihrer Ausführungsgänge,

2) Die Entwickelung der Keimdrüse und der ihr zukommenden Ableitungswege,

3) Die sich ausbildende Vereinigung zwischen Harn- und Geschlechtsdrüse, die Entwickelung der Urogenitalverbindung,

4) Die Entwickelung des Sinus urogenitalis, des gemeinsamen Ableitungsweges und der äußeren Geschlechtsorgane.

Die Entwickelung der Nebenniere gehört nicht in unser Gebiet.

I. Abschnitt.

Die Entwickelung des Harnapparates.

Von Prof. **Felix.**

1) Allgemeine Vorbemerkungen.

Provisorische Harnorgane und bleibendes Harnorgan.

Das Exkretionssystem durchläuft bei den meisten Wirbeltieren von der ersten Anlage bis zu seiner Vollendung einen — im Vergleich zur Entwickelungsdauer anderer Organe — langen Zeitraum. In diesem Zeitraum wird seine Thätigkeit bereits von dem Gesamtorganismus in Anspruch genommen und diese Inanspruchnahme des noch in der Entwickelung begriffenen Organes drückt der ganzen Nierenentwickelung ein entscheidendes Gepräge auf. Wir haben es bei ihr nicht mit der allmählichen Entwickelung eines Organes zu thun, welches angelegt wird, mit den wachsenden Ansprüchen an seine Thätigkeit bis zur Erreichung der genügenden Fähigkeit wächst und so Schritt für Schritt seiner definitiven Vollendung zustrebt, sondern mit einer sprungweisen Entwickelung, eine Reihe von Organen gleicher Funktion wird angelegt und jedes Organ ist für einen beschränkten Zeitabschnitt in der Entwickelung des Gesamtorganismus bestimmt und ihm angepasst. Das neue Harnorgan löst das alte ab, erst das zuletzt entwickelte wird zur bleibenden Niere, die im erwachsenen Zustand funktioniert und nicht mehr ersetzt wird. Alle vorausgehenden

Harnorgane sind provisorische Nieren, deren Thätigkeit mit der Ausbildung des neuen Organes überflüssig wird und erlöscht. Der wachsende und sich immer mehr entfaltende Organismus steigert mit jeder neuen Entwickelungsstufe, welche er erreicht, seine Ansprüche an das Exkretionssystem, das neue Harnorgan muß infogedessen stets höher ausgebildet, funktionsmächtiger als das alte sein, um den erhöhten Anforderungen zu genügen.

Jedes der provisorischen Harnorgane muß sich aber seinerseits mit seiner Arbeitsleistung einem bestimmten Zeitabschnitt in der Gesamtentwickelung anpassen. Auch in diesem beschränkten Abschnitt werden die Ansprüche vom Beginn zum Ende sich mehren, das angelegte Organ muß infolgedessen weiter wachsen, muß die vorhandenen Elemente entweder vergrößern oder vermehren.

Ich halte deswegen primäre Anlage und sekundäre Weiterentwickelung eines Harnorganes streng auseinander.

Das ausgebildete provisorische Harnorgan wird bei seiner Ablösung durch das neue entweder aller Thätigkeit beraubt und dann wie alles, was in unserem Körper funktionslos ist, zurückgebildet, oder es scheidet wenigstens mit einzelnen seiner Teile aus dem Dienst des Exkretionssystems aus und geht in den Dienst eines anderen Systems über, in dieser neuen Verbindung kann es in bestimmter Richtung weiter entwickelt und dem Organismus dauernd erhalten bleiben. Das provisorische Organ wird sekundär zu einem bleibenden.

Zahl der provisorischen Harnorgane.

Das Exkretionssystem zeigt durch die ganze Wirbeltierreihe, soweit es bis jetzt bekannt ist, stets die gleiche Art der Anlage, die Höhe der Entwickelung dagegen, welche es als bleibendes Harnorgan in dem einzelnen Wirbeltiere erreicht, hängt von der Organisationshöhe desselben ab. Je höher letztere zu setzen ist, um so länger im allgemeinen die Entwickelungsdauer des Gesamtorganismus, um so länger auch die Wegstrecke, welche das Exkretionssystem bis zu seiner Vollendung zu durchlaufen hat. Die Länge dieses Weges schafft aber einerseits die Möglichkeit und setzt andererseits gleichzeitig die Notwendigkeit, neue Harnorgane an Stelle der insufficient gewordenen alten zu schaffen. Die Zahl der provisorischen Harnorgane steht somit in direktem Verhältnis zur Organisationshöhe des Gesamtorganismus. Bei dem Amphioxus und den Myxinoiden genügen unsere Kenntnisse noch nicht zur Entscheidung der Frage, ob bei diesen Tieren überhaupt mehr als ein Harnorgan gebildet wird. Bei den Teleostiern und Ganoiden, den Selachiern, den Petromyzonten, Dipnöern und Amphibien haben wir ein provisorisches Harnorgan, die Vorniere (Pronephros), und ein bleibendes Harnorgan, die Urniere, (Mesonephros). Bei den Amnioten haben wir 2 provisorische Harnorgane, die Vorniere und Urniere, und als bleibendes Harnorgan die Nachniere (Metanephros). Vorniere, Urniere und Nachniere stellen somit die drei Entwickelungsstufen des Exkretionssystems der Wirbeltiere dar. Das gilt nicht nur ontogenetisch für die Entwickelung des einzelnen Tieres, sondern auch phylogenetisch für die Entwickelung der Niere im Wirbeltierstamm. Die Vorniere, welche die obengenannte Wirbeltierklassen als provisorisches Harnorgan bilden, entspricht zum Teil dem bleibenden Harnorgan des Amphioxus und vielleicht dem der Myxinoiden, wie die Urniere der Amnioten dem bleibenden

Harnorgane der Teleostier, Ganoiden, Selachier u. s. w. entspricht. Der Entwickelungsweg zwischen erster Anlage der Niere und abgeschlossener Entwickelung derselben ist also bei den verschiedenen Wirbeltierklassen ein verschieden langer; er bleibt aber insofern stets der gleiche, als die Niere der höheren Wirbeltierklassen immer den bleibenden Zustand der niederen als provisorischen durchläuft und ihren definitiven Zustand als neue Wegstrecke der alten hinzufügt. Eine vergleichend-anatomische Darstellung der Nieren der Wirbeltiere giebt deshalb zum Teil die Ontogenie des Nierensystems wieder und diese grobe Uebereinstimmung verschafft uns ein Hilfsmittel, das in der Entwickelung Wesentliche von dem Unwesentlichen zu scheiden und die sekundären Veränderungen, welche die Anpassung an äußere Umstände mit Notwendigkeit liefert, als solche zu erkennen.

Allgemeiner Bau eines Harnorganes.

Jedes Harnorgan, ob provisorisch oder bleibend, stellt eine Drüse dar, mit der Drüsensubstanz oder dem Drüsenkörper und dem Drüsenausführungsgang. Die Drüsensubstanz wieder setzt sich zusammen aus einzelnen Harnkanälchen, welche im primitiven Zustand quer zur Längenachse des Körpers verlaufen, und deswegen auch als Querkanälchen im Gegensatz zu dem längsverlaufenden Ausführungsgang bezeichnet werden. Der Ausführungsgang, welcher nur bei dem Amphioxus fehlt, mündet in die Kloake, oder, wo diese nicht entwickelt wird, dicht hinter dem Anus auf die äußere Oberfläche des Tieres. Die queren Harnkanälchen münden entweder direkt oder indirekt durch Vermittelung eines Sammelganges in den Ausführungsgang. Erst die Einmündung in den Ausführungsgang oder den Sammelgang eint die getrennten Harnkanälchen zu einem Ganzen, dem Drüsenkörper. Wo der Ausführungsgang fehlt, bleiben die Harnkanälchen für sich und stellen voneinander unabhängige Einheiten dar.

Die einzelnen Harnkanälchen bezeichnen wir nach der Zugehörigkeit zur Gesamtdrüse als Vornieren-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen. Vorniere und Urniere münden in den gleichen Ausführungsgang, den primären Harnleiter, für die Nachniere wird ein besonderer Ausführungsgang gebildet, der sekundäre Harnleiter (Ureter).

Exkretorische und filtratorische Funktion eines Harnorganes.

Die Thätigkeit eines jeden Harnorganes wird durch zwei Aufgaben, welche der Gesamtkörper stellt, genau umschrieben. Einmal hat jedes Harnorgan die Ausscheidungsprodukte des übrigen Körpers exkretionsgerecht zu machen und dann auszuscheiden, zweitens hat jedes Harnorgan das überflüssige Wasser der Körpersäfte abzuführen. Diese so verschiedene Thätigkeit kann nicht ohne Einfluß bleiben auf den inneren Ausbau des Organes, in der That werden für jede Aufgabe besondere, nur für ihren Dienst bestimmte und angepaßte Abschnitte angelegt. Diese Zweiteilung in der Ausbildung des Harnorganes entwickelt sich phylogenetisch ganz allmählich. Als primitivstes Harnorgan haben wir fraglos die Leibeshöhle selbst anzusprechen. Das Epithel der Leibeshöhle genügte beiden Aufgaben eines Harnorgans, jede einzelne Zelle funktionierte als Nierenepithel, die Zellen in ihrer Gesamtheit bildeten eine Membran, welche durchlässig war für Wasser. Das Wasser wieder wurde an die Membran durch das Gefäßsystem heran-

gebracht, es ist also die filtratorische Funktion des Exkretionssystems gebunden an seine Verbindung mit dem Gefäßsystem. Die Leibeshöhle öffnete sich an verschiedenen Stellen nach außen. Aus diesen Kommunikationsstellen, welche anfangs nur als Ableitungswege dienten, haben sich allmählich die Harnkanälchen entwickelt, sie übernahmen zunächst nur die exkretorischen Funktionen, während die filtratorische Thätigkeit einstweilen noch von der Leibeshöhle resp. deren Wand besorgt wurde. Dieser Zustand, wo Exkretions- und Filtrationsapparat scharf voneinander getrennt sind, finden wir noch repräsentiert in dem Nierensystem des Amphioxus und in der Vorniere der Amphibien, Dipnöer und Petromyzonten. Später, sowohl ontogenetisch als phylogenetisch, wird auch die filtratorische Thätigkeit von dem Harnorgan übernommen und wir finden dann in diesem speziell für diesen Zweck ausgebildete Apparate, die Vornierenkämmerchen der Vorniere und die Malpighi'schen Körperchen der Urniere und Nachniere. In der Entwickelung jedes Harnorganes, sei es provisorisch, sei es definitiv, haben wir demnach zweierlei zu besprechen, die Entwickelung des exkretorischen und die Entwickelung des filtratorischen Apparates.

Einflüsse auf Entwickelung und Form des Harnorganes.

Die Form, unter welcher die einzelnen Harnorgane bei den verschiedenen Wirbeltierklassen auftreten, ist eine überaus mannigfache, sie hängt zunächst davon ab, ob das Organ funktionsfähig angelegt, oder ob die betreffende Entwickelungsstufe nur als ererbte Bahn durchlaufen wird und niemals zur Funktion kommt. Wo nur die Vererbung, nicht die Funktion die Entwickelung eines provisorischen Harnorganes, denn um ein solches kann es sich bei dieser Fragestellung nur handeln, veranlaßt, kommt es stets zu einer Abänderung des allgemeinen Entwickelungsganges, die wir kurz als eine rudimentäre Entwickelung bezeichnen können.

Einfluß der rudimentären Entwickelung.

Diese rudimentäre Entwickelung kann erstens die einzelnen Bestandteile treffen, sie bestünde dann in einer Reduktion an den Teilen, d. h. alle Teile werden angelegt und weiter entwickelt, erreichen aber nicht diejenige Ausbildungsstufe, welche für eine Funktion notwendig ist, oder sie erreichen diese Stufe mit einzelnen Abschnitten, andere Abschnitte werden nur ganz unvollkommen angelegt. Zweitens kann die Reduktion das Gesamtorgan betreffen, Reduktion am Ganzen, d. h. es wird eine Verminderung der Zahl der Teile und damit der Längenausdehnung resp. des Volumens des ganzen Organes bewirkt. Reduktion an den Teilen und Reduktion am Ganzen können selbstverständlich nebeneinander vorkommen. Wenn normalerweise eine Vorniere sich über sämtliche Rumpfsegmente erstrecken soll und wir finden sie in der Entwickelung der meisten Wirbeltiere nur über wenige Segmente angelegt, so ist das eine Reduktion des Gesamtorganes, wenn die Vorniere der Amnioten nur aus Kanälchen besteht, die weiter keine Differenzierung durchmachen, so ist das eine Reduktion an den Teilen. Wenn das Organ nicht zur Funktion gelangt, ist seine rechtzeitige Anlage für den übrigen Organismus gleichgültig, seine rudimentäre Anlage kann deswegen drittens verspätet auftreten, erfolgt auf unterdessen verändertem Mutterboden und erleidet eine andere Einwirkung von den weiter entwickelten

Nachbarorganen. Beide Faktoren können das Bild der reinen Entwickelung wesentlich verwischen. Infolge der Nichtfunktion eines Organes kann die Entwickelung des ursprünglich zu seiner Ablösung bestimmten erheblich vorgerückt werden und wir haben infolgedessen viertens mit der Möglichkeit der Beeinflussung des ersten Organes durch das nachfolgende zu rechnen.

Alle diese Reduktionserscheinungen infolge mangelhafter Funktion betreffen nur die Vorniere der Wirbeltiere mit Ausnahme der des Amphioxus und vielleicht der Myxinoiden und teilweise die Urniere der Säugetiere.

Einflüsse auf die Entwickelung eines zur Funktion kommenden Harnorganes.

Kommt das Organ zur Funktion, so ist es folgenden Einflüssen unterworfen: 1) Seine Entwickelung wird zunächst abhängig sein von der Größe des Zeitabschnittes, für welchen seine Funktion genügen muß. Je größer dieser Zeitabschnitt ist, um so mächtiger muß seine Ausbildung werden und um so mehr muß seine sekundäre Weiterbildung in die Augen springen. Neben der Größe des Zeitabschnittes kommt sein Wert für die Gesamtentwickelung in Betracht. Ein langer Zeitabschnitt, welcher zusammenfällt mit einer Ruhepause in der Gesamtentwickelung, wird weit geringere Anforderungen stellen als ein Zeitabschnitt, in welchem alle angelegten Organe Fortschritte machen und neue Organe auftreten. Je stürmischer die Entfaltung des Gesamtorganismus auftritt, um so gewaltiger auch die Fortschritte in der Ausbildung und Weiterbildung des Harnorganes. 2) Die Anlage eines funktionierenden Harnorganes wird weiter beeinflußt dadurch, daß ihm ein bereits funktionierendes Harnorgan in der Entwickelung vorausgegangen oder nicht vorausgegangen ist und ferner dadurch, daß das ihm folgende Harnorgan mit ihm funktioniert oder erst mit seiner Rückbildung die Thätigkeit beginnt.

Die Anlage und Entwickelung der Harnorgane werden also beeinflußt durch Funktion oder Nichtfunktion, funktionierende Harnorgane, durch die Länge und die Bedeutung des Zeitabschnittes in der Gesamtentwickelung, für welche sie thätig sein sollen. Diese verschiedenen äußeren Einflüsse genügen, um eine unendliche Variabilität der einzelnen Harnorgane zu erzeugen.

Einteilung der Darstellung.

Aus dem bisher Besprochenen ergiebt sich von selbst die Einteilung unseres Stoffes. Ich werde nacheinander die Entwickelung der Vorniere, Urniere und Nachniere bei den einzelnen Wirbeltierklassen besprechen und dabei exkretorische und filtratorische Abschnitte auseinanderhalten. Bei allen drei Harnorganen ist ferner die primäre Anlage und sekundäre Weiterentwickelung, eventuell auch die Rückbildung darzustellen. Der speziellen Darstellung werde ich endlich jeweilen ein allgemeines Kapitel voranstellen, in dem eine Uebersicht der ganzen Nierenentwickelung gegeben und die Nomenklatur der einzelnen Teile festgestellt wird.

2. Differenzierungen des Mesoderms.

Das Exkretionssystem ist mesodermalen Ursprungs. Wir gehen bei der Schilderung der Entwickelung seines Mutterbodens aus von

dem fertig entwickelten aber noch nicht weiter differenzierten Mesoderm. Dasselbe bildet rechts und links vom Medullarrohr zwei Platten, welche die Gestalt eines Keiles besitzen, der Rücken des Keiles bildet die mediale dem Medullarrohr und der Chorda anliegende Wand, seine Schneide den lateralen Rand. Jede Mesodermplatte differenziert sich in Ursegment im engeren Sinne, Ursegmentstiel und Seitenplatte; die Differenzierung geschieht in zwei einander schnell folgenden Etappen.

Primäres Ursegment.

Die erste Differenzierung des Mesoderms ist seine Segmentierung. Dieselbe ist unvollständig und teilt nur den Rücken des Keiles und einen unmittelbar ihm angrenzenden Streifen in eine Reihe hintereinander gelegener annähernd gleich großer Stücke, die primären Ursegmente; der laterale breitere Teil der Mesodermplatte bleibt ungeteilt und bildet die Seitenplatte. Die einzelnen Ursegmente sitzen der Seitenplatte an wie die Zähne einer Zahnstange, jedes derselben hat fünf freie Seiten und eine verwachsene, die in Wirklichkeit nicht existierende laterale zur Verbindung mit der Seitenplatte.

Sekundäres Ursegment. Ursegmentstiel.

Die zweite Differenzierung des Mesoderms setzt das Ursegment von der Seitenplatte ab und trennt es schließlich von ihr, der Prozeß selbst besteht in einer Abfaltung. Ringsum an der Peripherie des lateralen Ursegmentabschnittes, hart an der Grenze zur Seitenplatte, sinkt von allen Seiten die Ursegmentwand gegen die Lichtung ein, damit zerfällt das primäre Ursegment in zwei Teile, den medialen größeren, nicht eingefalteten, das sekundäre Ursegment und den lateralen kleineren, eingefalteten, den Ursegmentstiel (Verbindungsstrang, Mittelplatte, Urwirbelkommunikation, Lamina urogenitalis, intermediäre Zellenmasse, Nephrotom, Gononephrotom). Ursegment im engeren Sinne, Ursegmentstiel und Seitenplatte sind in der schematischen Fig. 42 eingetragen, Fig. 42a zeigt das undifferenzierte primäre Ursegment, Fig. 42b seine Differenzierung, der Ursegmentstiel resp. sein Zellenmaterial sind durch Schraffierung hervorgehoben. Alle drei Teile enthalten die zwei Blätter der Mesodermplatte, die Somatopleura und die Splanchnopleura, und alle drei Teile schließen untereinander in



Fig. 42a u. b. Schematische Darstellung der Differenzierung des Mesoderms. Querschnitt durch die Mitte des Ursegmentes eines Meroblastiers. a primäres Ursegment; die lateralen Abschnitte, welche zum Ursegmenstiel werden, sind schraffiert. b sekundäres Ursegment, Ursegmentstiel und Seitenplatte.

Verbindung stehende Abschnitte des Coeloms ein, das Ursegment die Ursegmenthöhle, der Ursegmentstiel seine Lichtung, die Seitenplatte die allgemeine Leibeshöhle.

Ursegmentstiel, Mutterboden des Exkretionssystems.

Die Ursegmentstiele liefern den Mutterboden für die verschiedenen Harnkanälchen. Aus dieser Thatsache geht hervor, daß die Anlage des Exkretionssystems keine einheitliche sein kann, sondern sich aus so vielen Teilen zusammensetzen muß, als Ursegmentstiele an ihrer Bildung beteiligt sind. Die Anlage ist eine segmentale, die Zusammenfassung der einzelnen Teile zu einem Ganzen, wie es Vorniere, Urniere und Nachniere schon in ihrem Namen andeuten, erfolgt sekundär durch die Entwickelung eines Ausführungsganges aus den Harnkanälchen. Weiter geht aus dieser Thatsache hervor, daß die Harnkanälchen außerhalb der von der Seitenplatte umschlossenen allgemeinen Leibeshöhle entstehen, d. h. sie liegen von Anfang an retroperitoneal.

Mit fortschreitender Entwickelung löst sich das Ursegment vollständig von seinem Stiel, eine Zeitlang behält letzterer seine charakteristische Form als epithelialer Schlauch oder Strang, dann löst er sich entweder auf, seine Elemente tauchen spurlos unter in das vom Ursegment und Seitenplatte indessen entwickelte Mesenchymgewebe, oder die Ursegmentstiele verschmelzen miteinander zu einem längsverlaufenden Strang, dem nephrogenen Gewebsstrang.

Ursegmentstiel und Harnkanälchen.

Jeder Ursegmentstiel resp. sein Zellenmaterial liefert Harnkanälchen. Wieviel Kanälchen er liefert, das hängt ab: 1) von der Zahl der Harnorgane, welche das betreffende Tier während seiner Entwickelung bildet und 2) von der Zahl der Harnkanälchen, welche jedes einzelne Harnorgan in dem einzelnen Segmente anlegt, resp. bei der weiteren Entwickelung hinzufügt.

Da die Harnorgane einander ablösen und die sekundären Kanälchen später angelegt werden als die primären, können wir bei einem Tier, das alle drei Harnorgane entwickelt, theoretisch annehmen, daß im ganzen mindestens sechs Generationen von Harnkanälchen aus einem Ursegmentstiel sich entwickeln können und zwar zwei Generationen von Vornierenkanälchen, primäre und sekundäre, je eine Generation von primären und sekundären Urnierenkanälchen und endlich die gleichen Generationen von Nachnierenkanälchen; in Wirklichkeit sind es teils weniger, teils mehr Generationen, weil 1) bei denjenigen Wirbeltierklassen, welche eine Nachniere entwickeln, gewöhnlich Vornierenkanälchen nur in den vorderen, Nachnierenkanälchen nur in den hintersten Ursegmentstielen zur Anlage gelangen und weil 2) mehr als zwei Generationen von Nachnierenkanälchen zu entstehen pflegen. Wir können uns hier aus später zu erörternden Gründen nur mit den primären Generationen beschäftigen. Die Anlage der primären Vornierenkanälchen fällt gewöhnlich in die Zeit, da eben der Ursegmentstiel entwickelt ist, die Anlage der primären Urnierenkanälchen ist bei den meisten Wirbeltieren nach Ablösung der Ursegmente vom Ursegmentstiel zu beobachten. Die Anlage der primären Nachnierenkanälchen fällt in die Zeit, da entweder die Elemente des Ursegmentstieles sich aufgelöst haben und unter die Mesenchymzellen für unsere

Beobachtung verschwunden oder zum nephrogenen Gewebsstrang verschmolzen sind.

Die Verschiedenheit in der Konfiguration des gleichen Mutterbodens bei Bildung der drei primären Generationen muß natürlich auch in den Abkömmlingen zu Tage treten und bereits der sich entwickelnden Generation bestimmte Charaktere aufprägen, welche eine Unterscheidung von anderen Generationen ermöglichen. Es scheint deshalb auf den ersten Blick außerordentlich leicht, für jede Generation eine bestimmte Menge von Eigenschaften herauszufinden, die nur für sie charakteristisch sind und sie scharf von den anderen Generationen trennen. In Wirklichkeit ist die Aufgabe außerordentlich schwierig und es sei mir gestattet, zunächst zu zeigen, worin diese Schwierigkeiten beruhen. Sie entstehen durch die Variabilität der in Frage kommenden Faktoren.

Variabilität in der Entwickelung der Harnkanälchen.

Einmal kann der Muterboden varriieren a) in der Anlage und b) bei der Ausbildung, zweitens können die Abkömmlinge variieren, indem die Harnkanälchen zu verschiedenen Zeiten entstehen und in der Anlage sowohl wie in der Ausbildung verschieden sind.

Variabilität des Mutterbodens.

1) Die Verschiedenheit des Mutterbodens. Die Verschiedenheit des Mutterbodens kann darin bestehen, 1) daß überhaupt keine Ursegmentstiele entwickelt werden, das Ursegment trennt sich von der Seitenplatte gleich von Anbeginn scharf ab. In diesem Falle müßte das Zellenmaterial der Ursegmentstiele enthalten sein, entweder in dem Ursegment oder in der Seitenplatte. Es ist begreiflich, daß in diesem Falle die Kanälchen unter vollständig anderen Bedingungen entstehen müssen (Teleostier). 2) Nehmen wir an, der Ursegmentstiel sei entwickelt, dann kann während der Entwickelung der Harnkanälchen seine Verbindung nach beiden Seiten, mit dem Ursegment und der Seitenplatte, erhalten sein, oder es besteht nur noch eine dieser Verbindungen, die andere ist bereits gelöst oder drittens es kann der Ursegmentstiel bereits vollständig frei geworden sein oder endlich viertens ist der Ursegmentstiel bereits vollständig in sein Zellenmaterial aufgelöst; 3) kann der Ursegmentstiel solid oder hohl angelegt sein, im ersten Falle kann er nachträglich ausgehöhlt werden, entweder vom Ursegment oder von der Seitenplatte aus, oder durch selbständige Erwerbung einer Lichtung. Ist er von Anfang an hohl, kann seine Lichtung in Verbindung stehen mit der Lichtung des Ursegmentes oder mit der Lichtung der Seitenplatte oder mit beiden, oder endlich mit keiner von beiden.

Variabilität in der Entwickelung der Abkömmlinge.

Wir haben oben die Möglichkeit festgestellt, daß jeder Ursegmentstiel alle drei Generationen primärer Harnkanälchen, Vornieren-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen bilden kann, und daß die verschiedenen Charaktere dieser drei Generationen durch die Verschiedenheit des Mutterbodens bedingt sind, die dieser zur Zeit der Entwickelung der betreffenden Kanälchen zeigte. Indem die einzelne Generation bei den verschiedenen Tieren zu relativ verschiedenen Zeiten auftritt, wird sie einen ganz verschieden entwickelten Zustand des Mutter-

bodens antreffen. Nehmen wir als Beispiel ein sich entwickelndes Vornierenkanälchen. Wir haben schematisch festgestellt, daß die primären Vornierenkanälchen bei den meisten Wirbeltieren auftreten, wenn der Ursegmentstiel auf beiden Seiten noch mit dem übrigen Mesodermabschnitt in Verbindung steht. Setzt die Entwickelung der primären Vornierenkanälchen später ein, so trifft er eine andere Form des Mutterbodens und infolgedessen auch andere Bedingungen für seine Anlage, dasselbe ist der Fall, wenn die Entwickelung der Vornierenkanälchen vor Ausbildung des Ursegmentstieles einsetzt. Während der Entwickelung des Vornierenkanälchens werden gleichzeitig in der Nachbarschaft andere Organe angelegt. Der geringe Raum, welcher allen nebeneinander sich entwickelnden Organen zur Verfügung steht, macht die Ausnützung auch des kleinsten Raumes zur Notwendigkeit. Entfaltet sich ein Organ einer Gruppe zu schnell, wird es mehr Raum beanspruchen und infolgedessen den verfügbaren Raum für die anderen Organe einschränken. So kann die zeitliche Verschiedenheit in dem Auftreten der Vornierenkanälchen eine verschiedene Einwirkung der Nachbarorgane bedingen. Ein zweites Beispiel: Der Zeitintervall zwischen dem Auftreten der Vornierenkanälchen und dem Auftreten der Urnierenkanälchen ist für das einzelne Tier ein ganz bestimmter, natürlich nicht absolut, sondern relativ zum Entwickelungstempo des Ursegmentstieles einerseits und der übrigen Organe andererseits. Verzögert sich jetzt das Auftreten der neuen Generation, so kann der Ursegmentstiel den Zustand, in welchem typische Urnierenkanälchen gebildet werden, bereits durchlaufen haben und die neu auftretende Generation tritt nicht in Gestalt typischer Urnierenkanälchen auf, sondern nähert sich in der Art der Entwickelung dem Typus des Nachnierenkanälchens, es wird einfach das Urnierenkanälchenstadium übersprungen und an das Vornierenkanälchenstadium direkt eine Art von Nachnierenkanälchenstadium angeschlossen (Teleostier, Ganoiden, Batrachier). Wenn wir in solchen Fällen trotzdem von Urnierenkanälchen sprechen, so nehmen wir das Recht dazu nicht aus der Form und der Art der Entwickelung, sondern aus dem Verhältnis zum Ausführungsgang; was in den primären Harnleiter mündet, ist Urnierenkanälchen, was durch den sekundären Harnleiter nach außen Abfluß gewinnt, ist Nachnierenkanälchen.

Aber nicht bloß die Form des ganzen Harnkanälchens wird durch ein späteres Auftreten geändert, sondern auch die Form seiner Teile, je früher es auftritt, um so größer die einzelne Zelle, um so kleiner die Zahl, je später es auftritt, um so kleiner die Zelle und um so größer die Zahl derselben. Diese Unterschiede prägen sich vielleicht nicht so stark bei dem geringen Zeitintervall von verschiedenen Kanälchen derselben Generation aus, wohl aber bei Kanälchen verschiedener Generation oder bei primären und sekundären Anlagen derselben Generation. So kann der Unterschied zwischen primären und sekundären Kanälchen der Vorniere und Urniere, denn diese trifft es hauptsächlich, derartig sein, daß sie überhaupt nicht miteinander verglichen werden können, und daß ihre Zusammengehörigkeit lediglich auf dem gleichen Ort der Entstehung fußt. Ebenso ist die Möglichkeit zuzugeben, daß in denjenigen Segmenten, wo Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen nacheinander entwickelt werden und nebeneinander bestehen, das Urnierenkanälchen als sekundäres Vornierenkanälchen aufgefaßt werden kann.

Aus diesen Darstellungen folgt wohl ohne weiteres, daß man vielleicht das einzelne Kanälchen, sei es nun Vornieren-, Urnieren- oder Nachnierenkanälchen, einigermaßen bestimmt charakterisieren kann, daß es aber unmöglich ist, eine solche Charakteristik auf eine ganze Summe von Kanälchen auszudehnen, welche in einer Vorniere, Urniere oder Nachniere vereinigt sind. Mit den Bezeichnungen Vorniere, Urniere u. s. w. fassen wir somit Gebilde zusammen, die nicht durch eine charakteristische, besondere Entwickelung zusammengehören, sondern mehr zufällig zur Bildung eines einheitlichen Organes zusammen genommen wurden. So könnte eine Vorniere neben Vornierenkanälchen Urnierenkanälchen, eine Urniere neben Urnierenkanälchen Nachnierenkanälchen enthalten, andererseits finden sich unter dem Sammelnamen Nachniere nicht alle Nachnierenkanälchen zusammengefaßt, indem bei Bestehen der Nachniere auch in der Urniere typische Nachnierenkanälchen vorkommen können (Gymnophionen, Reptilien, Vögel).

Alle diese oben erörterten Verschiedenheiten des Zustandes des Mutterbodens und der Entwickelungsart der Harnkanälchen lassen eine solche Menge von Kombinationen zu, daß in der ganzen Vertebratenreihe nur wenige Harnkanälchen unter den gleichen Bedingungen entstehen. Die Harnkanälchen haben eine gleitende Form und jedes Kanälchen wird gegenüber den Kanälchen eines anderen Tieres gewisse Verschiedenheiten zeigen, die zu seiner speziellen Charakterisierung dienen. Eine spezielle Charakteristik der Harnkanälchen einer bestimmten Wirbeltiergruppe ist daher sehr leicht, eine erschöpfende allgemeine Charakteristik eines Vornierenkanälchens unmöglich. Wir müssen uns deshalb in der folgenden Charakterisierung begnügen, gleichsam Mittelwerte festzustellen, und müssen von vornherein neben der typischen Entwickelung eine atypische aufführen: die genaue Charakterisierung bleibt der speziellen Darstellung vorbehalten.

Die Entwickelung der Vorniere.

3) Allgemeine Entwickelung und Nomenklatur der Vorniere. Charaktere der Vorniere.

Die Nomenklatur der Vorniere ist leider eine außerordentlich verwirrte. Die einzelnen Autoren haben zum Teil verschiedene Namen für das gleiche Gebilde benützt, zum Teil den gleichen Namen ganz verschiedenen Dingen beigelegt und dabei bald die Bedeutung des Namens eingeschränkt, bald erweitert. Die dadurch entstandene Verwirrung erschwert das Stadium der Literatur für den nicht speziell Eingearbeiteten ungemein, ich halte es daher für eine Pflicht, die Gelegenheit einer Bearbeitung des Gesamtgebietes zu benützen, einer einheitlichen Namengebung den Weg zu bahnen. Ich stelle den einzelnen Kapiteln Vorniere, Urniere und Nachniere Uebersichtskapitel voraus, in welchen ich die einzelnen Namen festlege, welche ich ausschließlich bei der speziellen Beschreibung benütze und gebe an dieser Stelle die synonymen Namen der einzelnen Autoren an. Ich werde auch nicht davor zurückschrecken, neue Namen in Vorschlag zu bringen, wo die Darstellung es erfordert.

Gesamtanlage der Vorniere. Anlage der Vornierendrüse, Anlage des primären Harnleiters.

Ich unterscheide bei der Entwickelung der Vorniere zwischen: erstens der Gesamtanlage der Vorniere, zweitens der Anlage der Vornierendrüse und drittens der Anlage des Ausführungsganges, des primären Harnleiters (Vornierengang, Segmentalgang, Wolffscher Gang). Soweit Bestandteile der Vorniere aus dem Mesoderm hervorgehen, soweit rechne ich die Gesamtanlage der Vorniere, als spezielle Anlage der Vornierendrüse bezeichne ich den Teil (kranialen) der Gesamtanlage, aus dem sich Vornierenkanälchen und durch deren Verschmelzung ein Teil (kranialer) des Ausführungsganges entwickeln, als spezielle Anlage des primären Harnleiters bezeichne ich den übrigbleibenden Teil der Gesamtanlage, aus dem sich scheinbar direkt, ohne Vermittelung von Vornierenkanälchen, der primäre Harnleiter entwickelt. Wir hätten demnach im primären Harnleiter zwei Abschnitte zu unterscheiden, den kranialen oder Drüsenabschnitt, welcher aus der speziellen Anlage der Vornierendrüse seinen Ursprung nimmt und welchen ich nach Field (1891) als Sammelabschnitt des primären Harnleiters oder kurz Sammelgang (collecting duct) bezeichne, und den kaudalen, selbständig zur Entwickelung gelangten Abschnitt, den ich den mesodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters nenne. Nicht alle Wirbeltierklassen entwickeln auf diesem Wege den primären Harnleiter. Selachier, Gymnophionen und Amnioten besitzen wohl einen Sammelgang, der in gleicher Weise, wie der der übrigen Wirbeltiere gebildet wird, den Endabschnitt des primären Harnleiters dagegen bilden sie auf neuem Wege, durch selbständiges Auswachsen des Sammelganges, entweder ohne Beteiligung eines der benachbarten Keimblätter, oder unter Mitbeteiligung des Ektoderms. Ich werde deshalb diesen Abschnitt der Selachier, Gymnophionen und Amnioten als den freien Endabschnitt oder ektodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters bezeichnen, im Gegensatz zu dem mesodermalen Endabschnitt der übrigen Wirbeltiere. Die Gesamtanlage der Vorniere erstreckt sich bei Myxinoiden (die Entwickelung des Amphioxus ist unbekannt), Teleostiern, wahrscheinlich Ganoiden, wahrscheinlich Amphibien, Dipnoern und Petromyzonten entlang der ganzen Leibeshöhle, mit Ausnahme nur der am weitesten kranial gelegenen Segmente, bei den übrigen Wirbeltieren (Selachiern und Amnioten) ist sie mehr oder weniger verkürzt. Die spezielle Drüsenanlage kann sich gleichfalls über die ganze Leibeshöhle erstrecken mit der oben festgestellten Ausnahme, dann sind natürlich Gesamtanlage und speziell Drüsenanlage der Vorniere identische Begriffe und der ganze Harnleiter entspricht einem Sammelgange, während der mesodermale Endabschnitt fehlt. Bis jetzt ist eine solche Ausdehnung der speziellen Drüsenanlage nur bei Myxinoiden bekannt. Bei den übrigen Wirbeltieren mit unverkürzter Gesamtanlage ist die spezielle Drüsenanlage mehr oder weniger stark reduziert. Die Grenze zwischen spezieller Drüsenanlage und Anlage des mesodermalen Endabschnittes des primären Harnleiters ist aber schwer zu bestimmen und zwar aus folgenden Gründen: Die Anlage des Harnleiterendabschnittes ist — wie wir später im speziellen sehen werden — nichts anderes als eine abgekürzte Vornierendrüsenentwickelung, bei der es aber nicht zur Ausbildung von Kanälchen kommt, sondern bei der sofort schon in der Anlage die Vereinigung der Kanälchen eingetreten

ist und deshalb ein fortlaufender Strang entwickelt wird. Am hinteren Ende der speziellen Drüsenanlage wird der Uebergang des unverkürzten Entwickelungstypus (Harnkanälchen + Sammelgang) in den verkürzten Typus (nur Sammelgang) so allmählig erfolgen, daß eine bestimmte Grenze nicht festzustellen ist. Wo dagegen ein cänogenetischer Entwickelungstypus eintritt, wo der Endabschnitt des primären Harnleiters unabhängig vom Mesoderm entsteht, ist während der Entwickelung zwischen Drüsenabschnitt und Endabschnitt des primären Harnleiters eine genaue Grenze zu setzen.

Jedes Drüsenkanälchen der Vorniere besteht aus einer Reihe von Abschnitten, die ich in ihrer Gesamtheit als ein Vornierensegment bezeichnen will. Zu einem wohl ausgebildeten Vornierensegment gehören: Das Hauptkanälchen (Tubulus principalis) — Field 1891 —, das innere Vornierenkämmerchen, das Nephrostomalkanälchen (Tubulus nephrostomalis) — Field 1891 — und eventuell das Nebenkanälchen (Tubulus accessorius). Hauptkanälchen einerseits, inneres Vornierenkämmerchen und Nephrostomalkanälchen andererseits entstehen aus zwei verschiedenen Quellen, das Nebenkanälchen stellt eine sekundäre Bildung dar. Das Hauptkanälchen entwickelt sich aus einer soliden oder hohlen Ausstülpung der Somatopleura des Ursegmentstieles, welche ektoderm- und kaudalwärts gerichtet ist (in der Fig. 43a u. b schwarz dargestellt); Ausnahmen: 1) die Ausstülpung

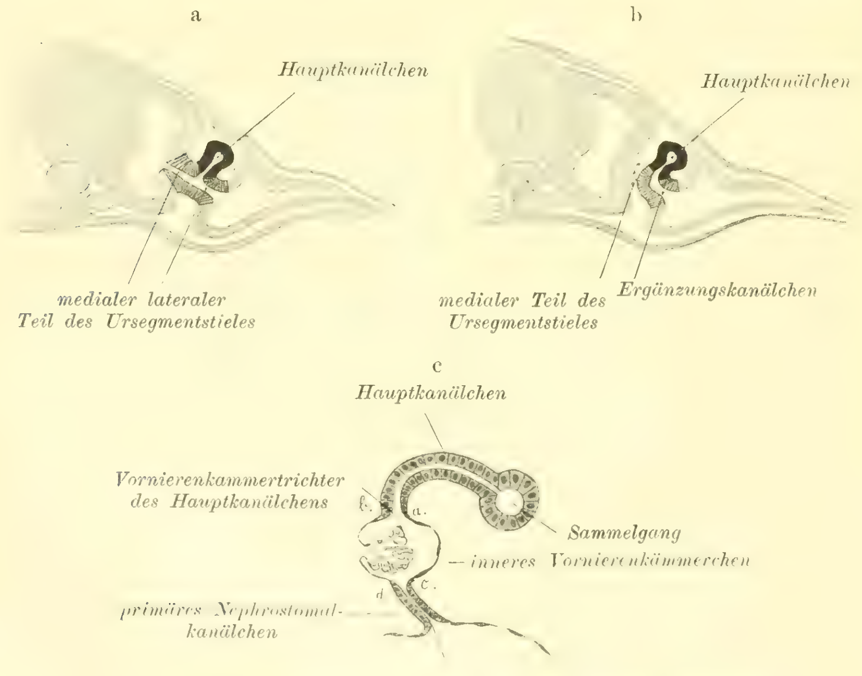


Fig. 43a—c. Schematische Darstellung der Entwickelung eines Vornierenkanälchens. a Anlage des Hauptkanälchens (schwarz). b Anlage des Ergänzungskanälchens (schraffiert). Querschnitt durch die Mitte des Ursegmentes eines Meroblastiers. c Anlage des inneren Vornierenkämmerchens und des primären Nephrostomalkanälchens aus dem Ergänzungskanälchen.

geht von Somato- und Splanchnopleura aus (Teleostier), 2) die Ausstülpung geht scheinbar von der Somatopleura der Seitenplatte aus, weil der Ursegmentstiel nicht gegen die Seitenplatte abgegrenzt ist oder später in dieselbe aufgenommen wird (Myxinoiden, Batrachier). Inneres Vornierenkämmerchen und Nephrostomalkanälchen sind bereits in einem Teil des Ursegmentstieles vorgebildet und zwar in demjenigen, lateral gelegenen Teil, welcher sich zwischen Ausgangspunkt des Hauptkanälchens und der Seitenplatte erstreckt (in der Fig. 43a u. b ist der ganze Ursegmentstiel schraffiert), ich will ihn als Ergänzungskanälchen, Supplementärkanälchen (Tubulus supplementarius) bezeichnen. Die Umwandlung des lateralen Abschnittes des Ursegmentstieles in das Ergänzungskanälchen ist mit der Auflösung des medialen Abschnittes des letzteren zum Mesenchymgewebe vollendet; in Fig. 43b ist der aufgelöste mediale Abschnitt durch einzelne Zellen angedeutet. Weiterhin haben wir die Mündung des Hauptkanälchens in den Ursegmentstiel, welche sich unter gleich zu besprechenden Umständen trichterförmig ausgestalten kann, als Nephrostom des Hauptkanälchens, die Mündung des Ergänzungskanälchens in die Leibeshöhle als das Nephrostom des Ergänzungskanälchens zu bezeichnen; letzteres gestaltet sich, wenn es erhalten bleibt, regelmäßig trichterförmig aus. Nicht jedes ausgebildete Vornierenkanälchen besteht aus Haupt- und Ergänzungskanälchen. Alle Wirbeltiere, welche keine Ursegmentstiele besitzen, oder dieselben frühzeitig in die Seitenplatte einbeziehen, entwickeln ihre Vornierenkanälchen nur aus den Hauptkanälchen (Myxinoiden, Batrachier, Dipnöer, Petromyzonten), es sind also die Vornierenkanälchen der einzelnen Wirbeltierklassen in der Anlage einander nicht gleichwertig, im ausgebildeten Zustand können sie es allerdings dadurch wieder werden, daß bei dem aus beiden Stücken bestehenden Vornierenkanälchen das Ergänzungskanälchen durch sekundäre Einbeziehung in die Leibeshöhlenwand wieder zurückgebildet wird. Infolgedessen sind auch die einzelnen Nephrostome der ausgebildeten Vornierenkanälchen einander nicht homolog, indem das Nephrostom des ausgebildeten Vornierenkanälchens das eine Mal dem Nephrostom des Hauptkanälchens, das andere Mal dem Nephrostom des Ergänzungskanälchens entspricht. Die Länge des Ergänzungskanälchens ist abhängig von der Lage der Abgangsstelle des Hauptkanälchens vom Ursegmentstiel: je näher diese Abgangsstelle der Seitenplatte liegt, um so kürzer wird das Ergänzungskanälchen werden: die kleinsten Ergänzungskanälchen besitzen die Selachier, bei welchen die Abgangsstelle des Hauptkanälchens unmittelbar neben der Seitenplatte liegt. Gut entwickelte Ergänzungskanälchen weisen auf: die Ganoiden, die Gymnophionen, bei den Reptilien jedenfalls die Chelonier und die Vögel. Die Vornierenkanälchen der Säugetiere sind zu rudimentär angelegt, um ein bestimmtes Urteil abzugeben, doch ist theoretisch bei ihnen die Ausbildung eines Ergänzungskanälchens möglich. Dem ausgebildeten Vornierenkanälchen ist seine Zusammenfügung aus zwei Teilen, Hauptkanälchen und Ergänzungskanälchen, nur dann anzusehen, wenn aus dem Ergänzungskanälchen im weiteren Verlauf der Entwickelung das innere Vornierenkämmerchen hervorgeht. Die Differenzierung des inneren Vornierenkämmerchens und damit auch die des Nephrostomalkanälchens besteht in einer einfachen Erweiterung des Ergänzungskanälchens da, wo es an das Hauptkanälchen anstößt.

Durch diese Erweiterung zerfällt das Ergänzungskanälchen in zwei Abschnitte, den erweiterten (inneres Vornierenkämmerchen) und den nicht erweiterten (primäres Nephrostomalkanälchen) (Fig. 43c). Bei den Cheloniern und Vögeln bilden Haupt- und Ergänzungskanälchen ein nicht zu trennendes Ganzes. Ob bei der Bildung des Vornierenkämmerchens nur das Ergänzungskanälchen und nicht auch teilweise das Hauptkanälchen erweitert wird, ist noch nicht mit Bestimmtheit festzustellen, ich spreche deshalb in diesem Falle vorsichtshalber nicht mehr von der nephrostomalen Mündung des Hauptkanälchens in das Vornierenkämmerchen, sondern von einem Vornierenkammertrichter des Hauptkanälchens. Das primäre Nephrostomalkanälchen mündet auf der einen Seite in das Vornierenkämmerchen, Vornierenkammertrichter des primären Nephrostomalkanälchens, auf der anderen Seite in die Leibeshöhle, diese Oeffnung entspricht dem Nephrostom des Ergänzungskanälchens. Ein primäres Nephrostomalkanälchen könnte natürlich nur vorhanden sein, wenn ein inneres Vornierenkämmerchen entwickelt wird, sonst ist ein Ergänzungskanälchen vorhanden, ich sage ausdrücklich „könnte vorhanden sein", denn in Wirklichkeit kommt ein primäres Nephrostomalkanälchen nirgends zur Ausbildung. Sowohl bei den Ganoiden als bei den Gymnophionen schnürt sich nämlich das Ergänzungskanälchen bei Beginn der inneren Vornierenkammerbildung von der Seitenplatte ab. Es entwickelt sich später entweder am gleichen (Gymnophionen) oder an einem anderen (Ganoiden) Ort ein neues Nephrostomalkanälchen, das ich als sekundäres Nephrostomalkanälchen der Vorniere und seine beiden Mündungen als sekundären Vornierenkammertrichter und Nephrostom des sekundären Nephrostomalkanälchens bezeichne. Das Nebenkanälchen entsteht auf zweierlei Art und Weise, je nachdem das sekundäre Nephrostomalkanälchen an dem gleichen oder an einem anderen Orte angelegt wird. 1) Bei den Gymnophionen, bei welchen die Anlage an dem gleichen Orte erfolgt, entsteht es durch gegenseitige Lageverschiebung der Vornierenkammertrichter des Haupt- und Nephrostomalkanälchens. Die beiden Trichter nähern sich einander immer mehr und verschmelzen schließlich zu einem einzigen Trichter, vertieft sich dann noch dieser gemeinsame Trichter, so entsteht ein kurzes gemeinsames Kanälchen, an welchem dann das innere Vornierenkämmerchen wie die Frucht an ihrem Stiele hängt. 2) Bei den Ganoiden entsteht das sekundäre Nephrostomalkanälchen an einem neuen Orte, es wächst selbständig auf das Hauptkanälchen zu, erreicht es neben seinem Vornierenkammertrichter und bricht durch. Durch die Mündung des Nephrostomalkanälchens wird das Hauptkanälchen in zwei Abschnitte, einen harnleiterwärts gelegenen größeren und einen vornierenkammerwärts gelegenen kleineren Teil zerlegt, letzterer wird zum Nebenkanälchen. Das Endresultat ist bei Ganoiden und Gymnophionen dasselbe, von der Stelle, wo Haupt- und Nephrostomalkanälchen zusammentreffen, geht das Nebenkanälchen zur Vornierenkammer, die Entstehungsart ist eine ganz verschiedene und infolgedessen können die beiden Nebenkanälchen einander nicht homolog gesetzt werden.

Das innere Vornierenkämmerchen kann durch einen Glomerus eingestülpt oder nur von Gefäßschlingen umschlossen werden, auf jeden Fall übernimmt es die Funktion für die Wasserausscheidung

(Fig. 44). Die einzelnen Vornierenkämmerchen können getrennt bleiben, oder sich zur Bildung einer inneren Vornierenkammer vereinigen. In der gemeinsamen Vornierenkammer aber können die Glomeruli getrennt bleiben oder zu einem Glomus zusammenfließen (Myxinoiden Ganoiden, Gymnophionen) (Fig. 45).

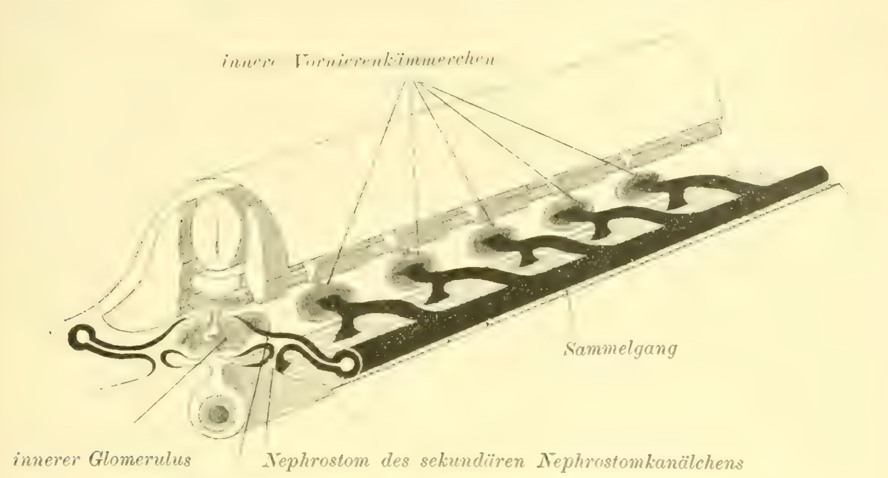


Fig. 44. Schema der Bildung des inneren Vornierenkämmerchens und des inneren Glomerulus eines Meroblastiers. Aus dem Ektoderm ist ein breiter Streifen herausgeschnitten, die ventrolateralen Abschnitte der Ursegmente sind entfernt, man sieht von oben und außen auf die dorsale Leibeshöhlenwand.

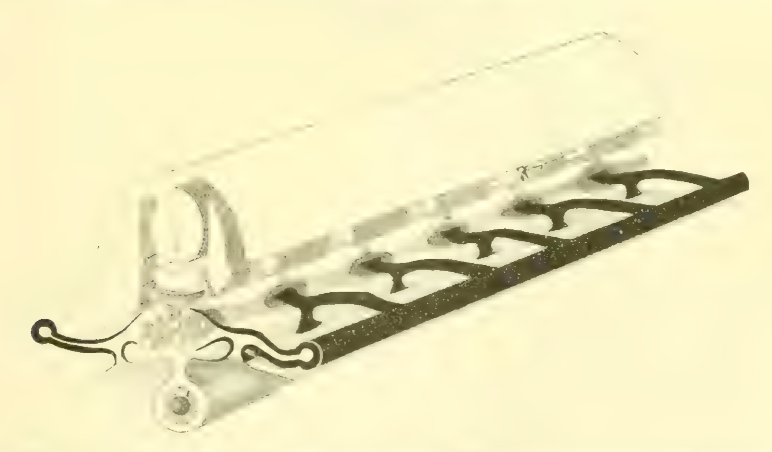


Fig. 45. Schema der Bildung der inneren Vornierenkammer eines Meroblastiers durch Zusammenfluß der inneren Vornierenkämmerchen. Herstellung des Präparates wie in Fig. 44.

Neben der inneren Vornierenkammer kann sich eine äußere Vornierenkammer entwickeln, sie entsteht dadurch, daß der dorsale Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle (Cölom der Seitenplatte) auf der Strecke, in welcher er die Nephrostome der Vornierenkanälchen aufnimmt, sich vorübergehend oder bleibend von der übrigen Leibes-

höhle abschnürt. Die Abschnürung ist nie eine ganz vollständige, trotzdem sie während der weiteren Entwickelung oder Rückbildung der Vorniere Fortschritte macht, die äußere Vornierenkammer bleibt immer entweder an ihrem kranialen oder kaudalen Ende mit der übrigen Leibeshöhle in offener Verbindung. Diese offene Verbindung kann sich eventuell zu einem Kanälchen ausgestalten, das ich als Pseudo-Nephrostomalkanälchen bezeichnen will (Ganoiden). Ihrer ganzen Entstehung nach ist die äußere Vornierenkammer eine einheitliche Bildung, das Zwischenstadium der Kämmerchen besteht bei ihr nicht, ebensowenig zerfällt sie später in einzelne Abteilungen. Dagegen können die Glomeruli, die sie gleich wie die innere Vornierenkammer enthält und die ich als äußere Glomeruli bezeichnen werde, zunächst als einzelne Anlagen auftreten, wie das in der schematischen Fig. 45 angenommen ist. Diese einzelnen Glomeruli können dann später zu einem äußeren Glomus zusammenfließen (Myxinoiden? Batrachier?).

Innere und äußere Vornierenkammer können nebeneinander vorkommen. Innere und äußere Glomeruli können derselben Anlage

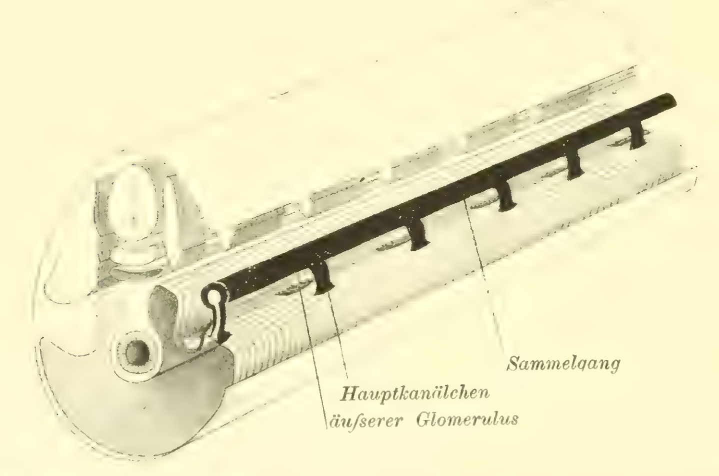


Fig. 46. Schema der Entstehung der äußeren Glomeruli eines Holoblastiers. Die Glomeruli, ursprünglich retroperitoneal angelegt, stülpen sich allmählich in die Leibeshöhle vor. Herstellung des Präparates wie in Fig. 44.

entstammen und eventuell einen einheitlichen Gefäßknäuel bilden (Ganoiden).

Ich habe die Nomenklatur der Vorniere an Hand einer kurzen Entwickelungsübersicht dargestellt. Ich fasse zum Schluß noch einmal die Charaktere der primären Vornierenkanälchen zusammen:

1) Die Kanälchen der Vorniere entstehen als erste Kanälchen des Exkretionssystems durch Ausstülpung oder Auswucherung der Somatopleura des Ursegmentstieles (Hauptkanälchen), Ausnahme: Teleostier, und durch Angliederung eines Teiles des Ursegmentstieles (Ergänzungskanälchen), Ausnahmen: Myxinoiden, Batrachier, Petromyzonten, Dipnöer.

2) Der primäre Harnleiter, der Ausführungsgang der Vorniere,

entsteht in zwei Abschnitten. Der kraniale Abschnitt entwickelt sich im Anschluß an die Bildung der Vornierenkanälchen und unter deren Beteiligung (Sammelgang), der kaudale entweder aus dem Mesoderm, (mesodermaler Entwickelungstypus, mesodermaler Endabschnitt des primären Harnleiters), oder durch freies Auswachsen des Sammelganges, sei es mit, sei es ohne Beteiligung des Ektoderms (freier oder ektodermaler Entwickelungstypus, freier oder ektodermaler Endabschnitt des primären Harnleiters).

3) Die kranialen Vornierenkanälchen entstehen vor oder mit Ausbildung eines Ausführungsganges, kaudale Vornierenkanälchen können sich auch kurze Zeit nach dessen Ausbildung entwickeln.

4) Die inneren Vornierenkämmerchen entstehen entweder im Ergänzungskanälchen, oder sind sekundäre Bildungen, sie stellen nichts charakteristisches für die Vorniere dar.

5) Die äußere Vornierenkammer ist etwas für die Vorniere charakteristisches.

4. Nierensystem des Amphioxus.

Das Nierensystem des erwachsenen Amphioxus kennen wir erst seit 1890 durch die unabhängig voneinander erfolgten Entdeckungen Boveris und Weiss'. Unbekannt ist zur Stunde noch die erste Anlage desselben, weil die technischen Schwierigkeiten, welche eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung zu überwinden hat, zu große sind. Wir haben uns trotzdem an dieser Stelle mit dem Nierensystem des erwachsenen Tieres zu beschäftigen, da es selbst auf der Höhe seiner Entwickelung eine so niedrige Organisationsstufe einnimmt, daß sich dieselbe nur in der allerersten Entwickelung der Kraniotniere und da auch nur unvollkommen wiederfindet.

Amphioxus unterscheidet sich dadurch von allen übrigen Vertebraten, daß er kein einheitliches Nierensystem, sondern nur eine Reihe voneinander völlig unabhängiger Harnkanälchen besitzt. Anordnung und Bau derselben beschreibe ich nach der klassischen Untersuchung von Boveri (1892) und ergänze sie durch die neuen Entdeckungen von Goodrich (1902).

Exkretorischer Apparat. Ort und Zahl der Harnkanälchen.

Im erwachsenen Tiere finden sich jederseits nur im Bereiche des Kiemenkorbes ca. 90 Harnkanälchen, welche von der ersten bis zur letzten Kieme streng branchiomer angeordnet sind, und zwar entspricht jedem zweiten Kiemenstab je ein Harnkanälchen. Die genaue Lage des einzelnen Harnkanälchens bestimmen wir am besten aus einem Querschnitt. Fig. 47 giebt einen solchen Querschnitt durch das ganze Tier in der Höhe der Mitte des Kiemenkorbes wieder. Wir orientieren uns nach dem Darm, links geht der Schnitt der ganzen Länge nach durch ein sogenanntes Kiemenstäbchen, rechts trifft er eine Kiemenspalte, wir sehen hier das graugetönte Entoderm unmittelbar in das in seinen Zellen dargestellte Ektoderm des Peribranchialraumes übergehen, der den Kiemendarm rinnenförmig von der Ventralseite her bis fast zur Höhe der Epibranchialrinne umfaßt. Der Peribranchialraum entsteht (Fig. 48a) aus einer schmalen, in der ventralen Mittellinie gelegenen Rinne (Ray Lankester u. A. Willey 1890), welche sich zu einem engen, auf dem Querschnitt quer-ovalen Gange schließt, der

dicht ventral unter dem Leibeshöhlensack zuliegen kommt (Fig. 48b). Im weiteren Verlauf der Entwickelung zieht sich der ovale Gang in zwei Zipfel aus und wächst mit diesen Zipfeln links und rechts dorsalwärts um den Darm empor. Bei diesem Emporwachsen stülpt der

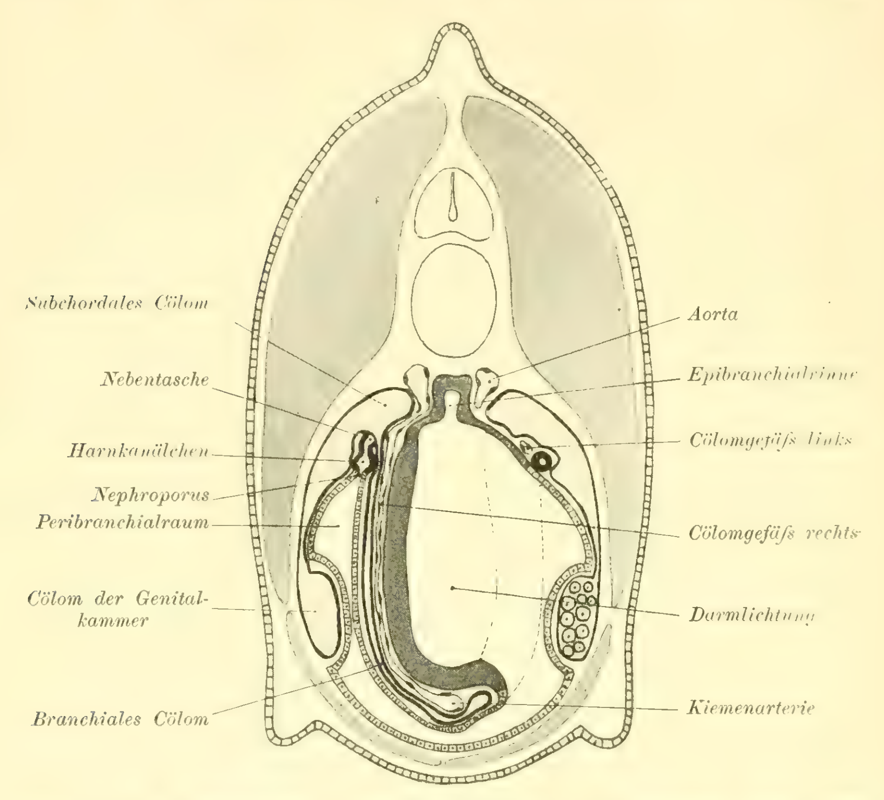


Fig. 47. Schematisierter Querschnitt durch die Kiemenregion eines ausgewachsenen Amphioxus. Links ist ein Kiemenstäbchen der Länge nach getroffen, rechts eine Kiemenspalte. Die Kiemen öffnen sich in den an dieser Stelle vollkommen gegen die Außenwelt abgeschlossenen Peribranchialraum. Nach Boveri (1892) mit Korrektur nach Goodrich (1902).

Peribranchialraum anfangs nur die ventrale Leibeshöhlenwand ein wenig ein (Fig. 48c), später trennt er die Leibeshöhle, indem er fast die dorsale Leibeswand erreicht, in zwei Teile, medial und lateral von ihm gelegen, welche nur noch an der dorsalen Seite durch einen gangförmigen Abschnitt zusammenhängen (Fig. 48d). Ob nun durch den in die Höhe wachsenden Peribranchialraum die Leibeshöhle von unten her eingestülpt und so gespalten wird (Lankester u. Willey 1890) oder ob die Leibeshöhle über der dorsalen Kante des Peribranchialraumes allmählig hinüberwächst (Boveri 1892) ist für unsere Zwecke gleichgültig, das Endresultat ist beide Male, daß die Leibeshöhle in drei Teile geschieden wird, je ein Teil lateral und medial zum Peribranchialraum und ein dorsaler Teil, welcher den medialen und lateralen verbindet. In der linken Seite der Fig. 47 sind diese drei Teile der Leibeshöhle als branchiales Cölom (medial vom Peri-

branchialraum im Kiemenkorbe gelegen), als Genitalkammer des Cöloms (lateral vom Peribranchialraum gelegen) und subchordales Cölom (beide Teile vereinigend) bezeichnet. An der Stelle, wo das subchordale Cölom in das branchiale Cölom übergeht, liegt das Harnkanälchen. Es beginnt blind dicht unter dem Cölom (sein Anfang ist in Fig. 47 als Nebentasche bezeichnet), läuft senkrecht nach abwärts und mündet nach kurzem Verlauf in die dorsale Wand des Peribranchialraumes, die Einmündung bezeichnen wir als Nephroporus. Ob dieser Verschluß des Harnkanälchens gegen das Cölom etwas primäres oder sekundäres ist, müssen wir dahingestellt sein lassen, da wir die Entwickelung des Harnkanälchens nicht kennen.

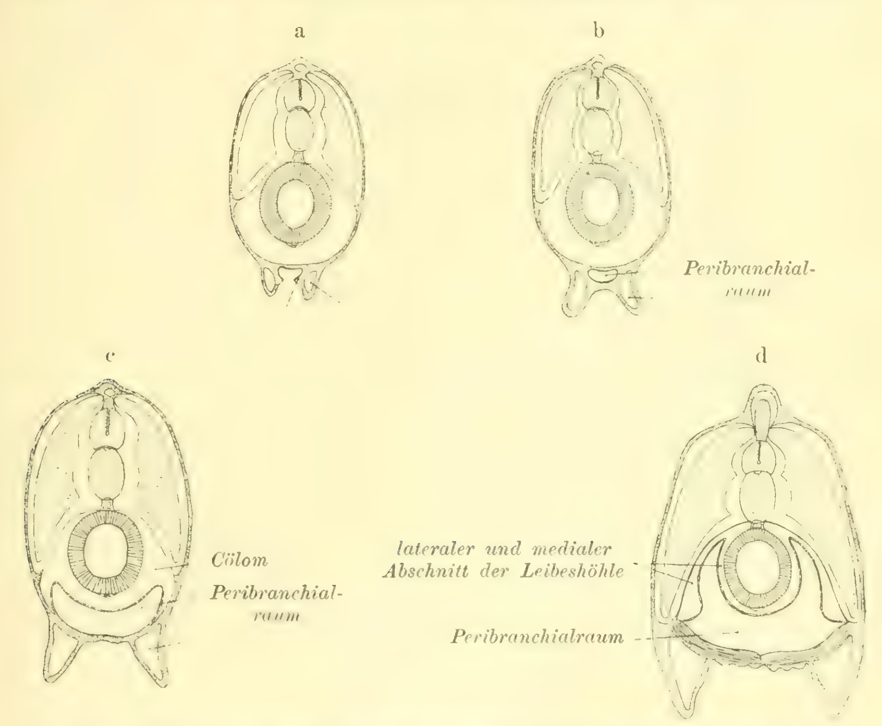


Fig. 48a—d. Schnitt durch den sich entwickelnden Peribranchialraum von 4 verschieden alten Amphioxuslarven. Nach RAY LANKESTER und WILLEY aus GÖPPERT, dieses Handbuch Bd. II, Kap. 1. a zeigt den Peribranchialraum als unpaare Rinne des Ektoderms in der ventralen Mittellinie des Körpers. b zeigt den Peribranchialraum als eben geschlossenen Gang, ventral von der ventralen Leibeshöhlenwand. c zeigt den Gang in einen rechten und linken Zipfel ausgezogen, beide Zipfel stülpen die ventrale Leibeshöhlenwand ein. d die beiden Zipfel sind noch weiter dorsalwärts gewachsen und teilen die Leibeshöhle in einen lateral und einen medial vom Peribranchialraum gelegenen Abschnitt, welche durch einen schmalen dorsalen Teil der Leibeshöhle unter einander verbunden werden.

Bau des Harnkanälchens.

Die feineren Verhältnisse des Harnkanälchens zeigt Fig. 49. Das Präparat, welches dieser Figur zu Grunde liegt, wurde von BOVERI auf folgende Art und Weise gewonnen: Er entfernte an der Seitenwand des ausgewachsenen Tieres die Haut, die Muskulatur, die Genitalkammer samt der lateralen Wand des Peribranchialraumes und endlich

die laterale Wand des subchordalen Cöloms; die Stelle, wo der Schnitt durch die laterale Wand des subchordalen Cöloms und durch die mediale Wand der Genitalkammer sowie die laterale Wand des Peribranchialraumes geführt wurde, ist in dem Querschnitt der Fig. 50 durch zwei mit je zwei Sternchen begrenzte Linien angegeben und diese Schnittstellen finden sich mit gleichen Zeichen an der linken Seite der Fig. 49 wieder. Wir sehen infolgedessen auf die laterale Wand des Kiemenkorbes mit 3 sekundären (mit II bezeichnet) und

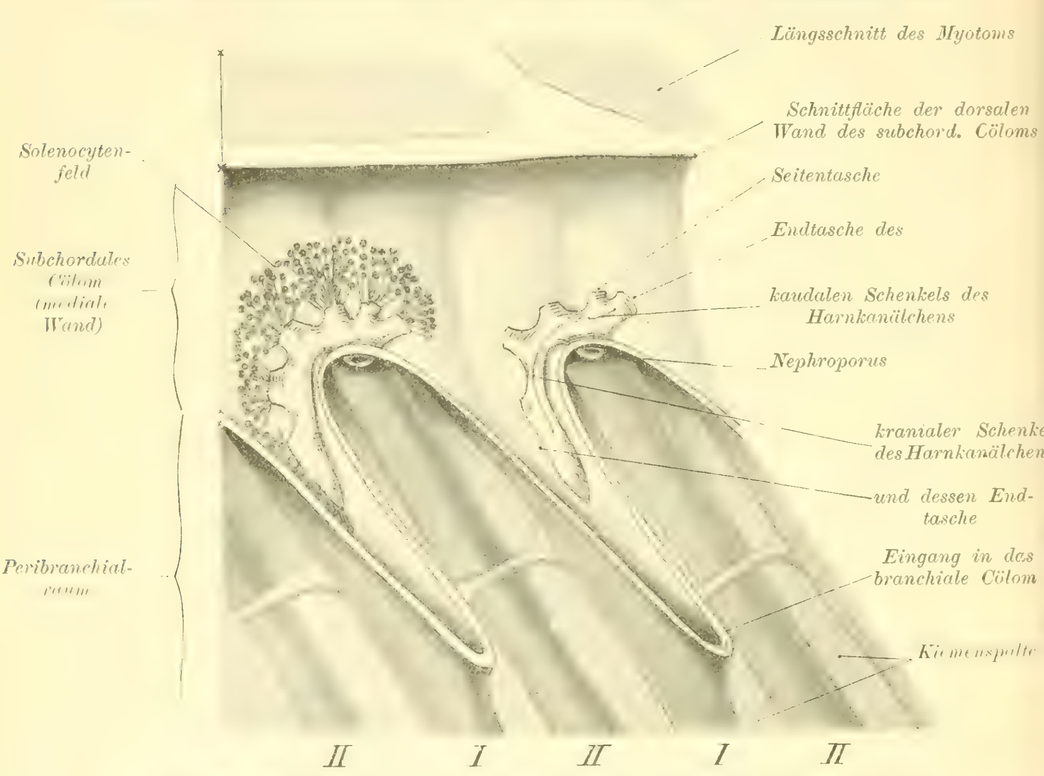


Fig. 49. Flächenbild der medialen Wand des subchordalen Cöloms mit 2 Harnkanälchen. Herstellung des Präparates im Text. Blick auf die mediale Wand des Peribranchialraumes mit den Kiemenspalten. Nach Boveri (1892). Vergr. 320:1.

2 primären (mit I bezeichnet) Kiemenbogen. Der Peribranchialraum erstreckt sich an dem sekundären Kiemenbogen weiter dorsalwärts als an dem primären, deshalb verläuft die Schnittfläche, welche den Peribranchialraum dicht neben seiner dorsalen Kante durchschneidet, in einer Wellenlinie. Oberhalb dieser Linie haben wir subchordales Cölom, unterhalb derselben Peribranchialraum (in Fig. 49 bezeichnet). Das subchordale Cölom setzt sich ventralwärts in das branchiale Cölom fort, dasselbe findet sich aber nur in den primären Kiemenbögen, der Eingang in dasselbe ist in der Fig. 49 rechts unten angegeben. Entsprechend jedem sekundären Kiemenbogen gerade an seinem dorsalen Ende liegt das Harnkanälchen. Wir sehen in der Fig. 49 auf seine laterale Seite, seine mediale Seite liegt der medialen Wand des subchordalen Cöloms dicht an. Jedes

Harnkanälchen bildet ein T-förmig gestaltetes Rohr, man unterscheidet an ihm einen senkrechten Schenkel, welcher dorsoventral verläuft und in den Peribranchialraum mündet und einen wagerechten Schenkel, welcher in seinem kranialen Teil stark ventralwärts, in seinem kaudalen Teil leicht dorsalwärts gebogen ist. Die Einmündung des senkrechten Abschnittes teilt den wagerechten in zwei Schenkel, den kranialen längeren und den kaudalen kürzeren. Alle diese Teile sind an dem rechten Kanälchen der Fig. 49 bezeichnet. Jeder der beiden Schenkel des wagerechten Abschnittes läuft in einen Blindsack aus, wir bezeichnen diese beiden Enden als die Endtaschen des kranialen und des kaudalen Schenkels. Außerdem besitzt jeder Schenkel eine variable Zahl von Nebentaschen, die alle in gleicher Linie von den beiden Schenkeln entspringen. Der kaudale Schenkel besitzt gewöhnlich nur eine Seitentasche, der kraniale 2 bis 6. Der schematisierte Schnitt der Fig. 47 geht durch eine Seitentasche und den

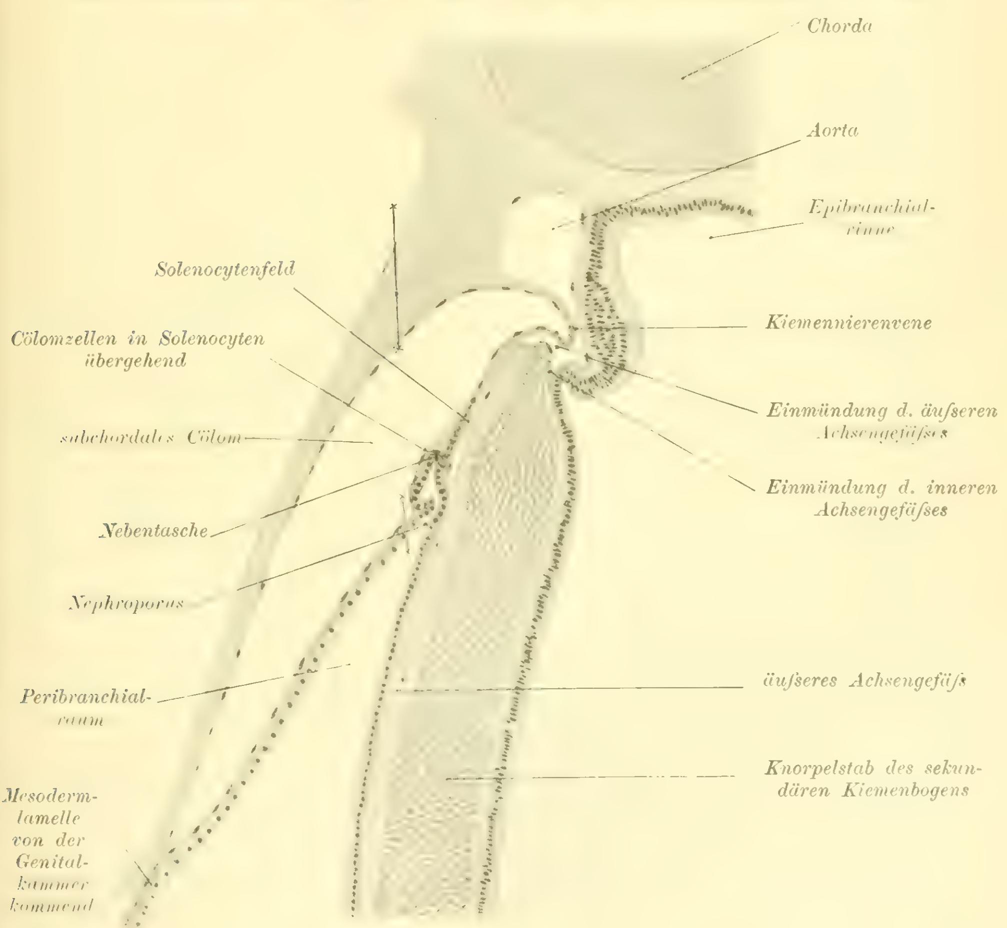


Fig. 50. Längschnitt eines sekundären Kiemenbogens zur Darstellung der beiden Abschnitte eines Nierensegmentes, Harnkanälchen und Solenocytenfeld. Lage der Kiemengefäße. Nach BOVERI (1892) mit Korrektur nach GOODRICH (1902). Vergr. 320:1.

Nephroporus. Der Nephroporus entspricht gewöhnlich der Mitte eines sekundären Kiemenstäbchens, der vordere horizontale Schenkel überschreitet die Mitte des nächst vorderen primären Kiemenbogens, der hintere horizontale erreicht eben den nächst hinteren.

Was die feineren histologischen Verhältnisse anbetrifft, so ist das Harnkanälchen in allen seinen Abschnitten mit einem Flimmerepithel ausgekleidet, die Flimmerung ist gegen den Nephroporus gerichtet, sie überschreitet den Bereich des Harnkanälchens, indem sich im Peribranchialraum eine Flimmerrinne vorfindet, welche am Nephroporus beginnt und an der lateralen Wand des sekundären Kiemenbogens schräg ventralwärts zieht.

Solenocyten.

Jedes Harnkanälchen ist von einem Kranze eigentümlicher Zellen (Solenocyten, GOODRICH 1902) umgeben, welche ihren Sitz

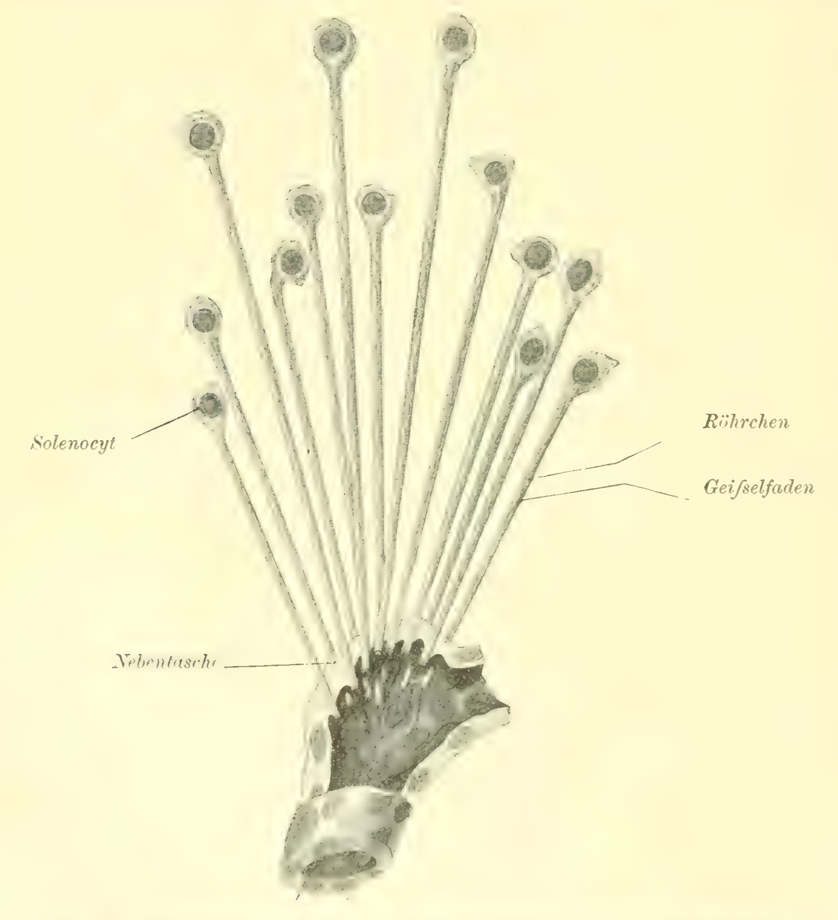


Fig. 51. Amphioxus. Stück eines Harnkanälchens mit einer Seitentasche. Die einzelnen Solenocyten laufen in Röhrchen aus, welche die Kuppe der Seitentasche durchsetzen und innerhalb der Lichtung des Kanälchens enden. In den Röhrchen je ein Geißelfaden, welcher aus dem Röhrchen austritt und sich weit hinein in das Harnkanälchen verfolgen läßt. Nach GOODRICH (1902).

in der medialen Wand des subchordalen Cöloms haben. Die Zellen sind schematisch in die Fig. 49 eingetragen und dort in ihrer Gesamtheit als Solenocytenfeld bezeichnet. Jede dieser Zellen besteht aus einem Zellleib und einem, bei schwacher Vergrößerung als ein Zellfaden erscheinenden Gebilde. Auf jede einzelne Tasche laufen eine Reihe von Fäden zu, dadurch wird das Solencytenfeld in einzelne Gruppen geteilt, auf die einzelne Tasche können die Fäden von ca. 500 solcher Zellen konvergieren (GOODRINH 1902). Die genaueren Lagerungsverhältnisse der Solenocyten giebt die Fig. 50 wieder, welche den Längsschnitt eines sekundären Kiemenbogens darstellt. Wir sehen die Genitalkammer, das subchordale Cölom und den Peribranchialraum. Von der höchsten Stelle des Peribranchialraumes geht das Harnkanälchen aus und buchtet — es handelt sich um den Schnitt durch eine Nebentasche — die Verbindungsstelle zwischen Genitalkammer und subchordalem Cölom dorsalwärts vor. An der medialen Wand des subchordalen Cöloms sitzen diese Fadenzellen, die wahrscheinlich nichts anderes sind, als besonders differenzierte Cölomzellen und senden ihre Fäden gegen die Kuppe der Seitentasche. Fig. 51 giebt die Zellen bei starker Vergrößerung wieder. Wir sehen die Zelle mit ihrem Kern und von ihrem Leibe den scheinbaren Faden ausgehen, welcher sich bei stärkerer Vergrößerung als ein Röhrchen entpuppt, in dessen Innerem ein Faden liegt. Die Röhrchen konvergieren auf das blinde Ende einer Seitentasche, das in der Fig. 51 aufgeschnitten dargestellt ist, durchbohren dieses blinde Ende und münden frei in das Innere des Harnkanälchens aus, ihr Faden dringt aus der Oeffnung der Röhre heraus und setzt sich ein großes Stück weit in das Harnkanälchen fort. Diese Zellen stimmen so vollständig mit den bei den Polychäten in gleicher Lage und gleicher Beziehung vorgefundenen Zellen überein, daß ich nach GOODRICH (1902) auch für sie die Bezeichnung „Solenocyten“ annehme.

Die definitive Ausbildung des angelegten Harnkanälchens.

Die eben beschriebene ausgebildete Gestalt besitzen nur die Harnkanälchen, welche in der Mitte des Kiemenkorbes liegen, am kranialen und am kaudalen Ende desselben finden sich einfacher gestaltete Kanälchen. Während aber nach BOVERI (1892) am vorderen Ende des Kiemenkorbes die Vereinfachung des Harnkanälchens eine Anpassungserscheinung an die hier vorliegenden spezifischen Verhältnisse des Kiemenkorbes darstellt, repräsentiert die verschiedene Ausbildung der Kanälchen am hinteren Ende des Kiemenkorbes eine Reihe von Entwickelungsstufen. Dem fortschreitenden Längenwachstum des Tieres entspricht eine Längenzunahme des Kiemenkorbes und dementsprechend eine Entwickelung neuer Kiemenspalten und Bogen an seinem kaudalen Ende. Der Neubildung der Bogen folgt aber auch eine Neubildung von Harnkanälchen und so können wir aus dem am weitesten kaudal gelegenen Harnkanälchen uns eine beinahe vollständige Entwickelungsreihe derselben zusammenstellen, wie sie in Fig. 52a, b u. c gezeichnet ist. Fig. 52a zeigt das jüngste Stadium, entsprechend dem dorsalen Ende eines sekundären Kiemenstäbchens (mit II bezeichnet) liegt ein einfaches, senkrecht gestelltes, trichterförmiges Harnkanälchen, dessen enge Mündung in den Periobranchialraum, dessen weite Oeffnung in das Cölom führt. Ob es sich bei

diesem jungen Kanälchen wirklich um einen Cölomtrichter handelt, oder ob auch hier die Korrektur gilt, welche Goodrich an den Darstellungen Boveris von dem ausgebildeten Harnkanälchen vorgenommen hat, lasse ich dahingestellt. Ich gebrauche den Ausdruck Cölomtrichter ohne für dessen tatsächliche Existenz eintreten zu können. Um den Cölomtrichter findet sich halbmondförmig angeordnet die Gruppe der Solenocyten, ihre Anwesenheit spricht dafür, daß auch hier bereits die Cölommündung des Kanälchens geschlossen ist. Fig. 52b zeigt ein Harnkanälchen mit einem Nephroporus und zwei peritonealen Oeffnungen. Die zweite Oeffnung könnte entstanden sein durch Teilung des einfachen Trichters der Fig. 52a oder durch Neu-

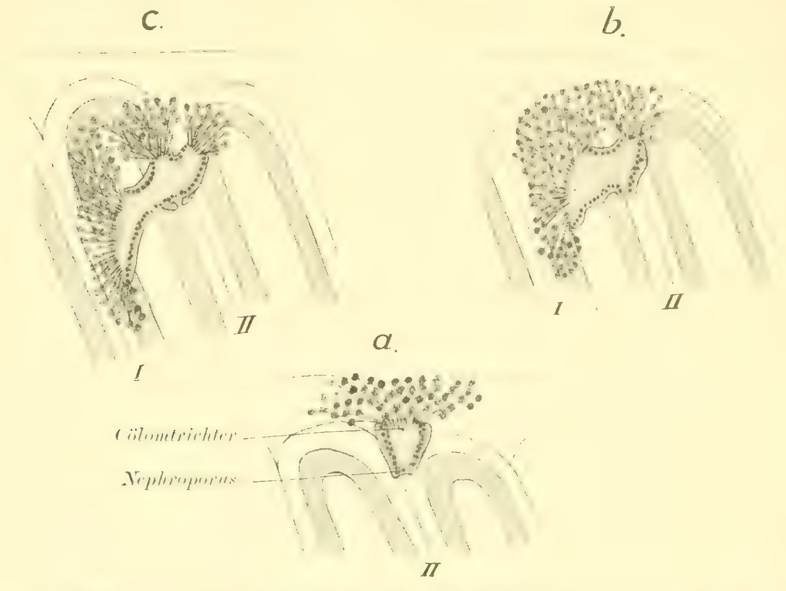


Fig. 52a—c. 3 Harnkanälchen des Amphioxus vom kaudalen Ende des Kiemenkorbes, um die allmähliche Ausbildung der Harnkanälchenschenkel der Endtaschen und Seitentaschen zu zeigen. Nach Boveri (1902). Vergr. 320:1. a letztes Harnkanälchen. b der mit 2 bezeichnete Kiemenbogen ist der fünftletzte. c etwas weiter kranialwärts als das Harnkanälchen der Fig. b gelegen.

bildung eines Trichters, die Präparate geben darüber keinen Aufschluß Ist dieses Harnkanälchen auch noch relativ einfach gebaut, so läßt es doch den späteren Grundtypus, die T-Form, den senkrechten und die beiden horizontalen Schenkel erkennen. Hand in Hand mit der erweiterten Peritonealverbindung geht auch eine Vergrößerung des Solenocytenfeldes einher. Aus dem Vergleich der Fig. 52a und 52b ergiebt sich, daß der kaudale Trichter der Fig. 52b dem einfachen Trichter der Fig. 52a entspricht. Den Uebergang zu dem ausgebildeten Harnkanälchen stellt Fig. 52c her, welche neben den beiden Endtrichtern bereits je einen Seitentrichter zeigt. Der kaudale Endtrichter eines jeden Harnkanälchens stellt somit den primären Peritonealtrichter dar, alle übrigen sind nachträglich entwickelt, sind als sekundäre Nephrostomalkanälchen und deren Nephrostome aufzufassen. Der großen Zunahme der Leibeshöhlenverbindung des Harnkanälchens

in der Fig. 52c entspricht wieder eine Zunahme des Solenocytenfeldes. Erweist sich somit eine bestimmte Beziehung zwischen Harnkanälchen und Solenocytenfeld, so wird diese Beziehung durch das Verhältnis der Kiemengefäße zu beiden noch enger geknüpft.

Ob Boveri mit seiner Ansicht, daß nur die hinteren Kanälchen Entwickelungsstadien darstellen, während die vorderen ihre Einfachheit einer Anpassung an die Besonderheit des kranialen Kiemenkorbendes verdanken, im Recht ist, scheint noch nicht ganz sicher. Nach Bert (1867) erfolgt die Bildung neuer Kiemen nicht nur am kaudalen Ende, wie das auch Boveri beschreibt, sondern auch am kranialen. Ist Bert mit seiner Beobachtung im Recht, dann müßten auch die am weitesten kranial gelegenen Harnkanälchen Neubildungen sein und ihre Einfachheit im Bau wäre auf die gleiche Ursache wie bei den am weitesten kaudal gelegenen Harnkanälchen zurückzuführen.

Filtratorischer Apparat. Kiemengefäße.

Die Beziehung zwischen dem Blutgefäßsystem und den Harnkanälchen wird beim Amphioxus durch die Kiemenbogengefäße vermittelt. In der schematisierten Fig. 47 ist ein solches Gefäß eingetragen. Es verbindet das im Endostyl des Kiemenkorbes gelegene kontraktile Gefäß (Kiemenarterie) mit der Aorta. In jedem primären Kiemenbogen laufen 3 Kiemenbogengefäße, in jedem sekundären nur 2. Boveri, nach dessen erschöpfender Darstellung ich die Verhältnisse schildere, bezeichnet die drei Gefäße des primären Kiemenbogens als äußeres und inneres Achsengefäß und als Cölomgefäß, dem sekundären Kiemenbogen fehlt das Cölomgefäß. Die Fig. 53, in welcher die drei Kiemenbogengefäße eingetragen sind, ist nach einem Präparat entworfen, das in ähnlicher Weise wie das der Fig. 49 zu Grunde liegende hergestellt ist. Die genaue Erklärung siehe im Text der Figurenerklärung. Man sieht auf die mediale Wand des subchordalen Cöloms und die unmittelbar unterhalb derselben gelegenen Harnkanälchen, die tiefer (d. h. weiter medianwärts) gelegenen Blutgefäße schimmern durch die Oberfläche durch. Die näher der medialen Cölomwand gelegenen sind mit dunkler, die entfernter gelegenen mit entsprechend abgeschwächter Farbe eingetragen. Die primären Kiemenbogen, die noch nicht frei geworden sind, sind mit I, die freien sekundären Kiemenbogen mit II bezeichnet. Im Querschnitt eines jeden Kiemenbogens, am unteren Rande der Figur sieht man, dunkler gehalten, den Skelettstab und an ihn angeschlossen, die sog. axiale Lamelle. Die Lage der Gefäße ist gleichfalls im Querschnitt des Kiemenbogens angegeben. Das äußere Achsengefäß des primären Kiemenbogens liegt entlang der inneren Kante des Skelettstabes, das äußere Achsengefäß des sekundären Kiemenbogens liegt in der Mitte des zugehörigen Skeletstabes, die inneren Achsengefäße beider liegen im Innern der axialen Lamelle. Das Cölomgefäß des primären Kiemenbogens liegt dicht unter der Cölomwand. An der dorsalen Seite des Kiemenkorbes münden die Kiemenbogengefäße in die Kiemennierenvenen, die mit I und II bezeichnet je einem primären und sekundären Kiemenbogen in ihrem Verlauf entsprechen; die Kiemennierenvenen münden schließlich in die dorsale Aorta.

Die Glomeruli.

Während das innere und äußere Achsengefäß des primären Bogens und das innere Achsengefäß des sekundären Bogens ohne

weitere Komplikationen in die entsprechenden Kiemennierenvenen münden, treten das Cölomgefäß und das äußere Achsengefäß des sekundären Bogens zu dem Harnkanälchen in Beziehung, zwischen ihnen und den beiden entsprechenden Kiemennierenvenen ist ein kapillares Wundernetz eingeschaltet. Verfolgt man das Cölom-

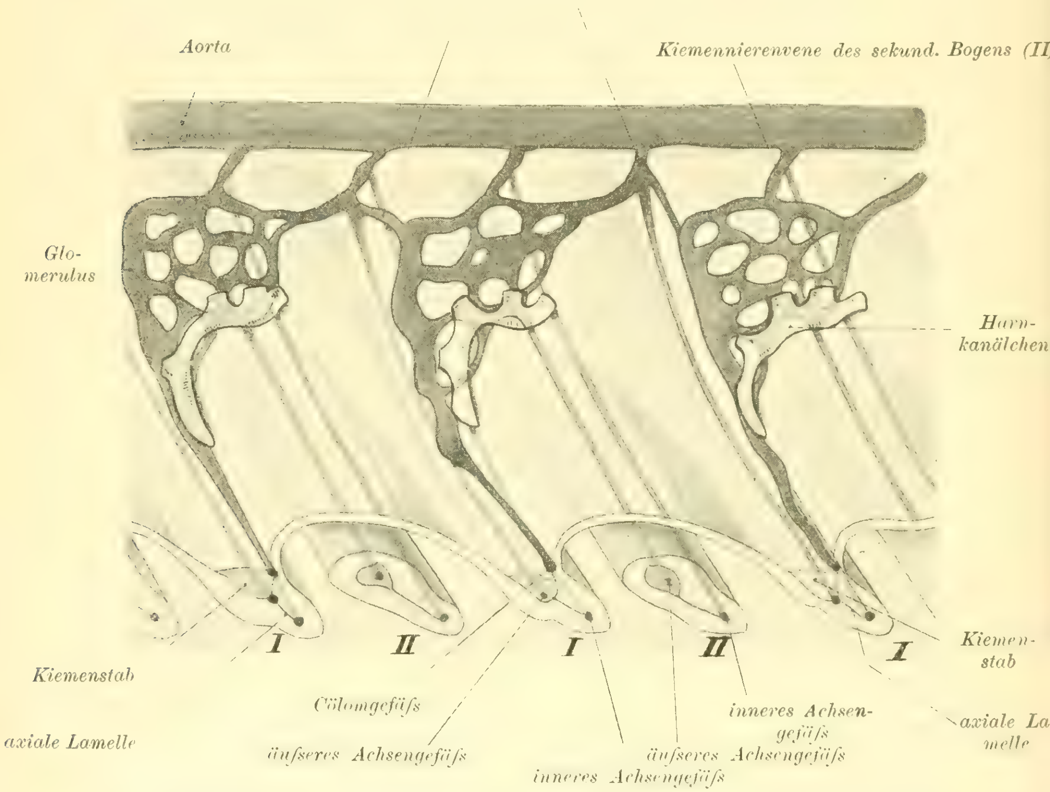


Fig. 53a u. b. a Flächenbild der medialen Wand des subchordalen Cöloms zur Darstellung der Beziehung zwischen Nieren- und Gefäßsystem des Amphioxus. Zur Erklärung der Herstellung des Präparates siehe Fig. 53b. b schematisierter Querschnitt eines erwachsenen Amphioxus in der Höhe des Kiemenkorbes. In der Fig. ist weggelassen, was in der Fig. 53a bei der Präparation entfernt wurde, um das Verhältnis zwischen Harnkanälchen und Gefäßsystem klarzulegen.

gefäß in seinem Kiemenbogen dorsalwärts, so sieht man es sich, in der Höhe des Harnkanälchens angelangt, sehr stark erweitern und sehr bald in weite Kapillarschlingen auflösen. Für die Beurteilung der Funktion dieses Netzes ist es wichtig, daß die meisten Kapillarschlingen weiter sind als die für sie als Vas efferens dienenden Kiemennierenvenen. Das äußere Achsengefäß des sekundären Kiemenbogens erscheint mehr als ein Nebengefäß, welches in das Kapillarnetz zwischen Cölomgefäß und Kiemennierenvene mündet. Die Beziehungen zwischen dem Kapillarnetz, welches BOVERI als Glomerulus

des Harnkanälchens bezeichnet, werden durch die Fig. 53a nicht sehr deutlich wiedergegeben. Zwar fällt der untere Rand des Glomerulus genau mit dem unteren Rande des Harnkanälchens zusammen, die Erweiterung des Cölomgefäßes erfolgt ferner erst in der Höhe desselben, aber der Glomerulus nimmt eine viel größere Fläche ein als

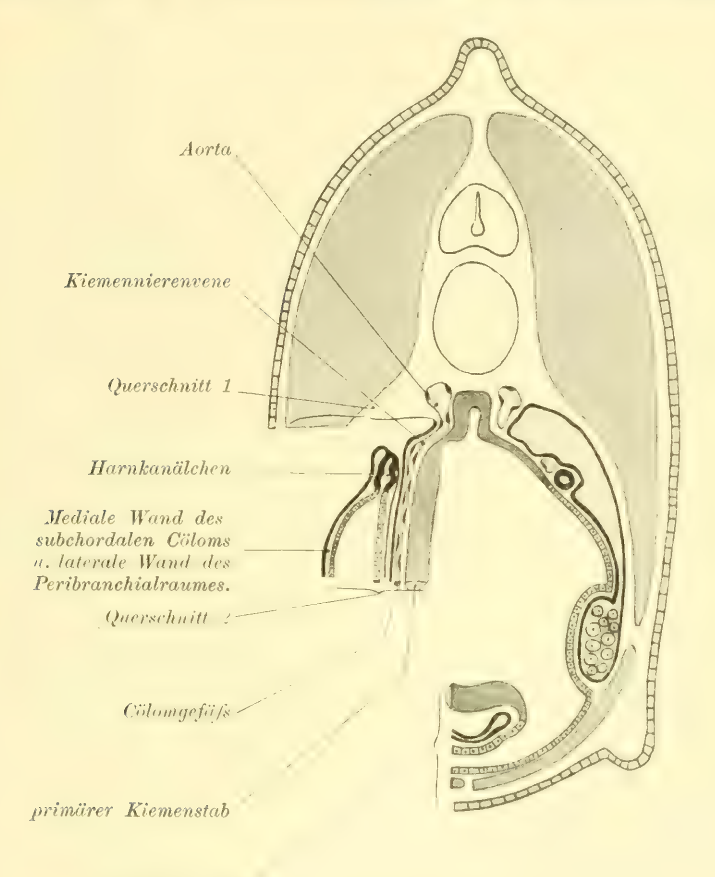


Fig. 53b. Fig.-Erkl. siehe Fig. 53a.

das Harnkanälchen. Nimmt man aber den zweiten Bestandteil eines Nierensegmentes des Amphioxus, das Solenocytenfeld, hinzu, so stimmt die Ausbreitung des Nierensegmentes genau mit der Ausdehnung des Glomerulus überein. Diese Zusammengehörigkeit von Nierensegment und Glomerulus wird weiterhin bestätigt durch die Abhängigkeit der Größe des Glomerularfeldes von der Ausdehnung des Nierensegmentes. Dem kleinen Nierensegment am kaudalen Ende des Kiemenkorbes entspricht auch der verkleinerte Rayon des Glomerulus. Endlich muß noch im Interesse der Vergleichung betont werden, daß sämtliche Glomeruli, soweit sich das aus Boveris, Spengels und Lankesters Figuren nachweisen läßt, retroperitoneal liegen und nirgends in das Cölom vorspringen. Ueber die Entwickelung des Glomerulus ist nichts bekannt, ich habe trotzdem seine Besprechung so eingehend

gestaltet, weil seine Verhältnisse zum Verständnis der Entwickelung des kranioten Glomerulus dienen.

Auf eine seltene Anastomose zwischen den beiden linken Glomeruli der Fig. 53 mache ich bereits hier aufmerksam, ich werde auf sie in dem theoretischen Kapitel zurückkommen.

5) Vorniere der Myxinoiden.

Unsere Kenntnisse über die Entwickelung des Nierensystems der Myxinoiden sind leider lückenhaft, wir wissen noch nicht einmal mit Sicherheit, ob diese ältesten Kranioten nur ein Harnorgan, die Vorniere, oder zwei Harnorgane, Vorniere und Urniere, entwickeln. Zu unserer Verfügung stehen zunächst zwei Arbeiten von Price (1897) und Dean (1899), beide an Embryonen von Bdellostoma stouti Lockington ausgeführt. Price's Embryonen repräsentieren drei Entwickelungsstadien, zwei ziemlich junge, Stadium A und B, in denen das Nierensystem noch in der Anlage ist, und ein älteres, Stadium C, welches sich in seinem Bau bereits den Verhältnissen des erwachsenen Tieres nähert. Dean hat ein reichliches Material der verschiedensten Entwickelungsstufen gesammelt, untersuchte aber leider nur die gefärbten und aufgehellten Flächenbilder ungeschnittener Embryonen. Ich benutze deshalb als Grundlage der nachfolgenden Darstellung die Arbeit von Price und nehme die Resultate von Dean nur insoweit auf, als sie in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen von Price oder durch sie erklärbar sind. Für die spätere Entwickelung geben die Arbeiten von Maas (1897), Spengel (1897 a und b) willkommenen Aufschluß.

Exkretorischer Apparat. Zeit der Anlage.

Die erste Anlage der Vorniere ist unbekannt, wir wissen nur durch Dean, daß bei einem Embryo mit jederseits 5 Kiemenspalten und 73 Ursegmentpaaren noch keine Andeutung derselben vorhanden ist (über die äußere Form dieses Embryos siehe Keibel, 6. Kapitel, p. 14, Fig. 4b), und daß sich die ersten Spuren bei einem Embryo mit 6 Kiemenspalten und 105 Ursegmentpaaren zeigen. Die Vorniere von Bdellostoma tritt also im Vergleich zu ihrem Erscheinen bei anderen Wirbeltieren spät auf. Bei einem Embryo mit 6 Kiemenspalten und ungenannter Ursegmentzahl sind auf dem Flächenbild in der Mitte des Rumpfes in der Gegend, in welcher die Ursegmentstiele liegen müssen, eine Reihe viereckiger Gebilde — in jedem Segment eines — mit abgerundeten Ecken zu sehen, in der Mitte der Reihe sind diese Gebilde groß und deutlich, kranial- und kaudalwärts werden sie kleiner und verschwinden allmählich. Dean hält diese Gebilde für die erste Anlage der Vorniere.

Ort der Anlage.

Sicheren Boden betreten wir erst mit dem Stadium A von Price. Die Embryonen desselben zeigen die Gesamtanlage der Vorniere in einer Ausdehnung von 70 Segmenten, vom 11. bis zum 80. Rumpfsegment (im 80. Segment erfolgt bei älteren Embryonen die Verbindung zwischen Harnleiter und Kloake). Die Vorniere besteht aus einer Reihe quer zur Längsachse des Tieres gestellter Harnkanälchen, welche sich bis zum 78. Segment vorfinden und auf verschiedenen Entwickelungsstufen stehen.

Die meisten derselben sind untereinander durch einen noch soliden Längsstrang verbunden. Der in Fig. 54 wiedergegebene Querschnitt eines Embryos dieses Stadiums soll über die Lagebeziehung und den Entwickelungsgrad der einzelnen Organe unterrichten. Der Schnitt geht durch das 27. Spinalganglion (PRICE orientiert seine Segmente nach den Spinalganglien, „im 27. Rumpfsegment" ist gleichbedeutend mit „im Bereich des 27. Spinalganglion gelegen"). Die Ursegmente

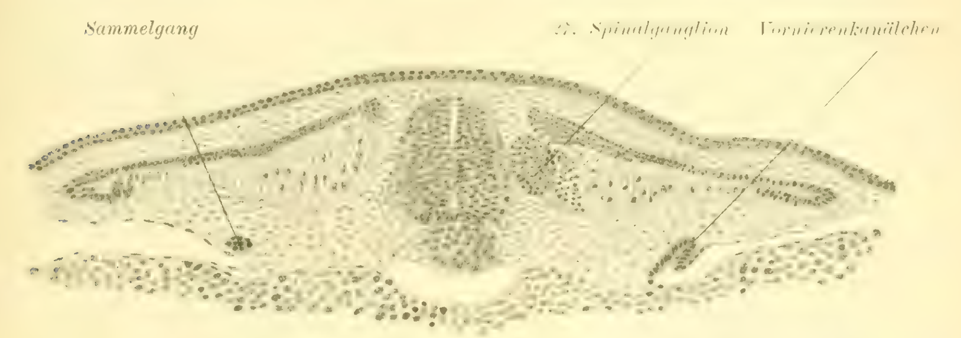


Fig. 54. Querschnitt durch das 27. Spinalganglion eines Embryo des Stadiums A. Der Schnitt geht links durch den Sammelgang, rechts durch das 20. Vornierenkanälchen. Nach PRICE (1897).

haben sich offenbar längst von der Seitenplatte gelöst und mit ihrer Differenzierung begonnen, vom Ursegmentstiel ist nichts mehr wahrzunehmen. Somato- und Splanchnopleura der Seitenplatte sind auf einen abgeplatteten Epithelbelag reduziert, der innere Winkel der Leibeshöhle liegt ziemlich weit lateral von der Medianebene entfernt. Auf der rechten Seite geht der Schnitt durch die Mitte eines in der Entwickelung ziemlich weit vorgeschrittenen Vornierenkanälchens, auf der linken Seite durch die Anlage des Ausführungsganges zwischen zwei Kanälchen.

Art der Anlage.

Die Vornierenkanälchen sind, mit Ausnahme einer Stelle vom 16. bis 20. Rumpfsegment, metamer angeordnet, je ein Kanälchen auf ein Segment. Ihrer Ausbildung nach lassen sie sich in drei hinter-einander gelegene Gruppen trennen, von vorn nach hintenfolgen sich: 1) die Gruppe der rudimentären Vornierenkanälchen, 2) die Gruppe der vollentwickelten Kanälchen und 3) die Gruppe der bereits vom Cölom abgelösten Kanälchen: erste und zweite Gruppe gehen allmählich ineinander über, zwischen ihnen ist eine bestimmte Grenze nicht zu ziehen, zweite und dritte Gruppe sind gegeneinander abgesetzt, doch zeigen die letzten Kanälchen der zweiten Gruppe bereits die **Neigung, sich vom Cölom abzuschnüren.**

Die Gruppe der rudimentären Vornierenkanälchen zeigt alle ihre Kanälchen auf der Stufe der ersten Anlage zurückgeblieben. Fig. 55a giebt einen Querschnitt durch das erste Vornierenkanälchen im 11. Rumpfsegment wieder, es ist in der Figur nur der innere Winkel der rechten Leibeshöhle mit der Anlage des Vornierenkanälchens gezeichnet. Letztere liegt etwas vom inneren Leibeshöhlenwinkel entfernt und hebt sich von dem übrigen Teile der Seitenplatte nur durch die Größe ihrer Elemente ab. Sie kann nicht gut anders denn als An-

lage des Hauptkanälchens gedeutet werden. Fig. 55c stellt den Querschnitt durch die Mitte des 4. Vornierenkanälchens im 14. Rumpfsegment dar. Das hier weiter entwickelte Kanälchen ist genau so wie das erste gelagert, die Verdickung ist aber hier deutlicher, ebenso die ektodermwärts gerichtete Ausbuchtung, so daß es hier zu einer deutlichen trichterförmigen Ausstülpung der Leibeshöhle kommt.

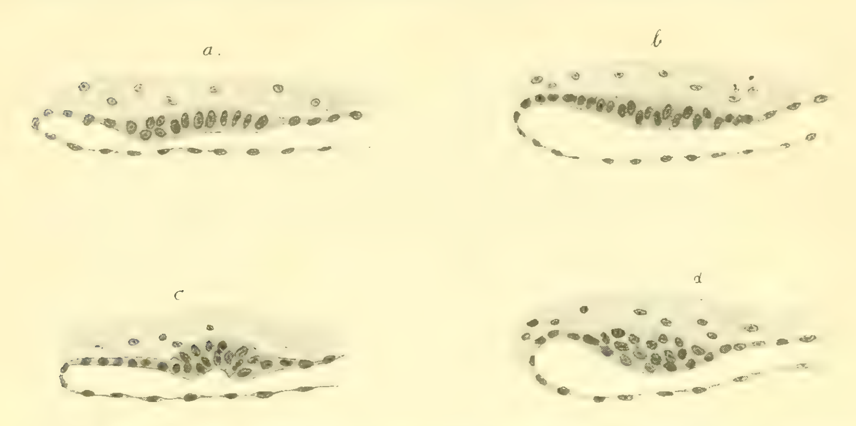


Fig. 55a—d. 4 Querschnitte durch den vordersten Abschnitt der Vornierenanlage eines Embryo des Stadiums A. a Schnitt durch das 11. Rumpfsegment (Anlage des ersten Vornierenkanälchens). c Schnitt durch das 14. Rumpfsegment (Anlage des 4. Vornierenkanälchens). b Schnitt zwischen dem 2. und 3. Vornierenkanälchen. d Schnitt zwischen dem 3. und 4. Vornierenkanälchen. Ort der Schnitte in die Längsrekonstruktion der Fig. 57 eingetragen. Nach PRICE (1897).

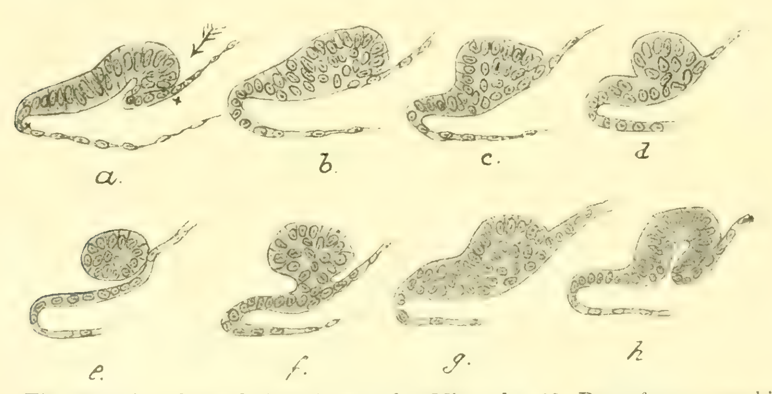


Fig. 56a—h. Querschnittserie von der Mitte des 19. Rumpfsegmentes bis zur Mitte des 20. Rumpfsegmentes eines Embryo des Stadiums A. a geht durch die Mitte des 11. Vornierenkanälchens, h durch die Mitte des 12. Vornierenkanälchens. Nach PRICE (1897).

Vom 14. Rumpfsegment ab nehmen die Anlagen an Größe zu, sie werden zu deutlichen Kanälchen mit Lichtung und Leibeshöhlentrichter. Fig. 56a—h stellt die fortlaufende Serie von der Mitte des 19. Rumpfsegmentes bis zur Mitte des 20. dar, Fig. 56a geht durch die Mitte des 11., Fig. 56h durch die Mitte des 12. Vornierenkanälchens. Die Anlagen haben sich verbreitert, sie erreichen jetzt den innern Leibeshöhlenwinkel, sind dorsal emporgewachsen und die bisher

weite Trichteröffnung hat sich bedeutend verschmälert. Damit sind wir in den Bereich der zweiten Gruppe gelangt. Die Kanälchen bleiben auf dieser Stufe bis zum 61. Rumpfsegment. Vom 62. Rumpfsegment ab ist eine Abschnürung der Kanälchen von der Somatopleura eingetreten, die Kanälchen beginnen jetzt mit einem blinden Ende. Die Abschnürung betrifft sämtliche Kanälchen der dritten Gruppe bis zum letzten im 78. Rumpfsegment. Wie die Ablösung der Kanälchen vom Cölom vor sich geht, ist noch nicht ganz sicher festgestellt. Price läßt den ganzen inneren Winkel der Leibeshöhle samt Vornierenkanälchen sich von der übrigen Leibeshöhle abschnüren, während ich (1897) glaube, aus den Price'schen Figuren den Nachweis führen zu können, daß sich die Vornierenkanälchen durch Verwachsung der medialen und lateralen Nephrostomallippe (in Fig. 56a mit je einem Sternchen bezeichnet) vom Mutterboden trennen.

Infolge ihrer rudimentären Anlage zeigt die erste Gruppe der Vornierenkanälchen eine verschiedene Ausdehnung. Das vorderste Vornierenkanälchen kann frühestens im 6. Rumpfsegment gefunden werden.

Anlage des Sammelganges.

Der Ausführungsgang der Vorniere entsteht aus dem gleichen Mutterboden und an der gleichen Stelle wie die Harnkanälchen. Da in den Embryonen des Stadiums A die Anlage des Harnleiters noch solid, teils in statu nascendi, teils überhaupt noch nicht vorhanden ist, da überdies Dean erst die Vornierenkanälchen und später einen sie verbindenden Längskanal beobachten konnte, ist die Annahme begründet, daß der Ausführungsgang später als die Kanälchen entwickelt wird. Den speziellen Vorgang bei seiner Entstehung lassen die Embryonen des Stadiums A erkennen. Zwischen den Anlagen von zwei Vornierenkanälchen genau in ihrer Richtung entsteht eine die beiden Anlagen verbindende Verdickung der Somatopleura, indem der Vorgang sich in stets gleicher Weise bis zum 79. Segment wiederholt, muß es zur Bildung eines längsverlaufenden Streifens in der Somatopleura kommen, der leistenförmig der Leibeshöhlenwand aufsitzt (Vornierenleiste). In Fig. 57 ist eine Längsrekonstruktion des kranialen Endes der Vornierenleiste im 11.—15. Rumpfsegment ausgeführt worden. Die Leiste ist zweimal unterbrochen, zwischen 11. und 12. und zwischen 14. und 15. Segment, hier ist es noch nicht zur Anlage des Ausführungsganges gekommen. Wo die Vornierenleiste sich über mehrere Segmente erstreckt, unterscheidet man die Anlage der Kanälchen nur durch die Vorwölbung ihrer dorsalen und die Einstülpung ihrer ventralen Grenzlinie. Vom 15. Segment ab bleibt die Leiste kontinuierlich, sie erscheint rosenkranzförmig, in der Mitte eines Segmentes breiter, zwischen zwei Segmenten schmaler. Auch der Ausführungsgang läßt eine verschiedene Entwickelung an den einzelnen Stellen seines Verlaufes erkennen. Entsprechend der Gruppe der rudimentären Vornierenkanälchen, haben wir entweder die Anlage auf ihrer frühesten Entwickelungsstufe oder überhaupt noch keine Anlage, in Fig. 55b und d sind Querschnitte aus dieser Gegend gezeichnet; wie ein Vergleich mit den Fig. 55a und c lehrt, erfolgt die Anlage des Ausführungsganges an gleichem Orte und in gleicher Weise von der Somatopleura aus wie die Kanälchen, der einzige Unterschied gegenüber der Kanälchenanlage ist die fehlende Ausstülpung der Leibeshöhle. Vom

21.—78. Segment hat sich bei den meisten Embryonen die Anlage des Ausführungsganges vollständig von der Somatopleura abgelöst. Im 79. und 80. Segment, wo PRICE keine Vornierenkanälchenanlagen fand, ist der Ausführungsgang als solider Stab vorhanden, der, ohne mit Mesoderm und Ektoderm in Berührung zu kommen, in dem Mesenchymgewebe frei endigt. Der Ausführungsgang erhält seine Lichtung dadurch, daß die Lichtung der Kanälchen kaudalwärts in den Gang hineinwächst, selten ist ein Kranialwärtswachsen der Lichtung oder eine selbständige Anlage zu beobachten.

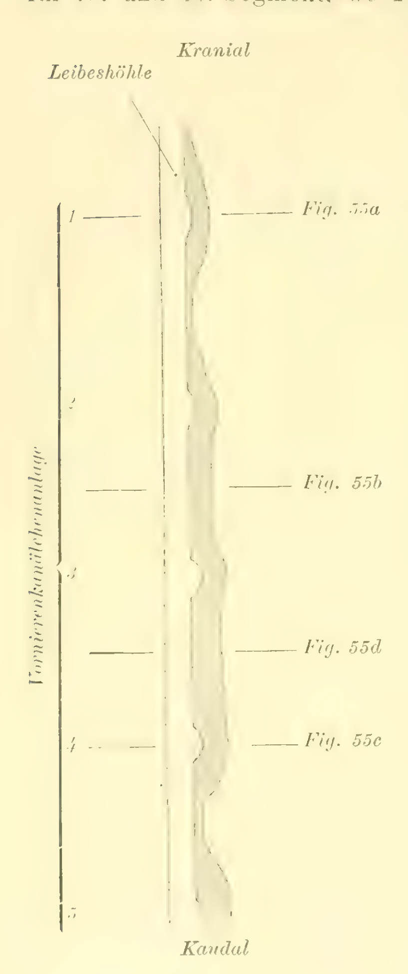


Fig. 57. Rekonstruktion des kranialen Endes der Vorniere eines Embryo des Stadiums A. Nach PRICE (1897).

Nach der eben gegebenen Darstellung der Kanälchen und ihres Ausführungsganges kann es wohl nicht zweifelhaft sein, daß wir es im 11.—78. Segment mit einer einheitlichen, in allen ihren Teilen gleichwertigen Anlage zu tun haben und daß diese Anlage nichts anderes als die specielle Anlage der Vornierendrüse sein kann. Der Ausführungsgang vom 12.—78 Segment müßte als Sammelgang bezeichnet werden, während der Abschnitt des Ausführungsganges im 79. und 80. Segment zur Stunde noch nicht sicher beurteilt werden kann. Nach PRICE wächst derselbe selbständig nach hinten, er würde dann nach unserer Definition als freier Endabschnitt des primären Harnleiters zu bezeichnen sein; nach DEAN erstrecken sich die Vornierenkanälchenanlagen bis in die Nähe der Schwanzspitze; ist die Beobachtung richtig, dann wäre auch dieser Abschnitt einem Sammelgang gleichwertig, und ein freier Endabschnitt des primären Harnleiters existierte überhaupt nicht. Gesamtanlage der Vorniere und specielle Vornierendrüsenanlage wären hier synonyme Begriffe. Wichtig ist, daß dieser Embryo eine kontinuierliche Leiste zeigt, aus der, entsprechend der Mitte des Segmentes, Vornierenkanälchen und zwischen 2 Segmenten Sammelgang entstehen. Es braucht bloß zu einer rudimentären Anlage der Vornierenkanälchen zu kommen, und wir haben einen kontinuierlich aus dem Mesoderm entstehenden Endabschnitt des primären Harnleiters vor uns, wie ihn die Teleostier besitzen. Wo in dieser Anlage das Hauptkanälchen, wo der Ursegmentstielrest zu suchen ist, darüber werden wohl die Meinungen weit auseinandergehen und so lange auseinandergehen, bis eine Untersuchung ein einwandfreies

Material zur Ausfüllung der vorhandenen Lücken in unseren Kenntnissen liefert.

Bei den älteren Embryonen (Stadium B von PRICE) ist die Loslösung der Vornierenkanälchen vom Cölom bis zum 29. Segment kranialwärts vorgeschritten. Gleichzeitig hebt sowohl am hinteren wie am vorderen Ende der Vorniere eine Rückbildung der Kanälchen an. Bei den älteren Embryonen des Stadiums B beginnen die Vornierenkanälchen wahrscheinlich im 22. Segment und reichen noch immer segmental angeordnet bis zum 61. Segment: es wären also gegenüber dem Stadium A ca. 28 Vornierenkanälchen zu Grunde gegangen, und zwar am kranialen Ende 11, am kaudalen 17. Der Ausführungsgang reicht in diesem Stadium bis zum 80. Segment, liegt also an der alten Stelle, kommt aber hier mit dem Entoderm in Berührung. Die Lichtung ist von den Harnkanälchen weiter in den Gang hineingewachsen und an manchen Stellen in die des nächstfolgenden Kanälchens durchgebrochen.

Weitere Ausbildung der Vorniere, eventuell Anlage der Urniere.

Zwischen dem Stadium B und dem Stadium C von PRICE klafft eine einstweilen unausfüllbare Lücke, da die Flächenbilder DEAN's jetzt überhaupt keinen Aufschluß mehr geben. Im Stadium C beginnt die Niere im 31. und reicht mit ihrem Ausführungsgang wieder bis zum 80. Segment, wo derselbe neben dem der anderen Seite auf einer Papille in den Sinus urogenitalis mündet. Harnkanälchen finden



Fig. 58. Querschnitt durch den kranialen Nierenabschnitt eines Embryo des Stadium C. Nach PRICE (1897).

sich vom 31. bis zum 60. Segment, d. h. das hintere Ende der Niere befindet sich nahezu an derselben Stelle wie im Stadium B, während das vordere Ende noch einer weiteren Reduktion unterworfen wurde. Die Zahl der Harnkanälchen im Embryo C entspricht bereits ungefähr der Zahl der Harnkanälchen im erwachsenen Tiere, die nach PRICE zwischen 26 und 31 schwanken soll. Die Harnkanälchen sind nicht alle gleichwertig; die hinteren 27 Kanälchen vom 34.—60. Segment stimmen vollständig mit den Kanälchen des erwachsenen Tieres überein, sie beginnen blind mit einem MALPIGHI'schen Körperchen und münden in den primären Harnleiter, sie stehen nicht senkrecht zum Ausführungsgang, sondern sind bald mehr kranialwärts, bald mehr

kaudalwärts gerichtet, ihre Metamerie ist noch die alte; im 33. Segment scheint sich kein Harnkanälchen vorzufinden; im 31. und 32. Segment, den vordersten Segmenten der Nierenregion, liegt auf beiden Seiten je eine Gruppe von Kanälchen, welche auf der linken aus nicht mehr als 9, auf der rechten aus nicht mehr als 8 Stücken besteht. Diese Kanälchengruppen (Fig. 58) werden von einem dichten Mesenchymgewebe umgeben und so zu einem Organ zusammengefaßt, das weit in die Leibeshöhle vorspringt. Diese Kanälchen öffnen sich zum Teil (jederseits 2—3) in die Leibeshöhle, zum Teil sind sie im Begriffe durchzubrechen; der Besitz eines Cölomtrichters unterscheidet sie streng von den hinteren Kanälchen im 34.—60. Segment. Der Ausführungsgang läßt sich vom 34. Segment ab kranialwärts verfolgen, erreicht jederseits die Kanälchengruppe im 31. und 32. Segment und endet innerhalb derselben blind. Keines der Kanälchen im 31. und 32. Segment mündet in den Ausführungsgang, sie enden sämtlich blind.

Wir können also in diesem Embryo wie in dem ausgewachsenen Tiere drei Abschnitte der Niere unterscheiden, erstens den kranialen Abschnitt im 31. und 32. Segment (Kanälchen zum Teil mit Cölomtrichtern beginnend und blind in einem dichten Mesenchymgewebe endigend), zweitens den intermediären Abschnitt im 33. Segment (ohne Harnkanälchen, aber durchsetzt vom Ausführungsgang) und drittens den kaudalen Abschnitt vom 34.—60. Segment (blind beginnende, in den Ausführungsgang mündende Kanälchen). Der kraniale Abschnitt wurde bisher allgemein als Vorniere bezeichnet, der kaudale als Urniere. Die Frage, ob diese letzten Bezeichnungen sich heute aufrecht erhalten lassen, ist mit Bestimmtheit nicht zu beantworten. Die Lücke in der Entwickelung zwischen Stadium B und Stadium C kann hypothetisch auf zweierlei Art und Weise ausgefüllt werden. Einmal kann man annehmen, daß die Vorniere des Stadiums B sich zeitlebens erhält und durch sekundäre Veränderung die zwei Nierenabschnitte des erwachsenen Tieres herausbildet, dann wäre die gesammte Niere des Erwachsenen eine Vorniere, und eine Urniere würde bei den Myxinoiden überhaupt nicht existieren. Andererseits wäre die Annahme erlaubt, daß die Vorniere des Stadiums B bis auf einen kleineren vorderen Abschnitt, der Vorniere der älteren Autoren, zu Grunde geht und hierauf ein völlig neues System von Harnkanälchen gebildet würde, die Urniere der älteren Autoren. Welche von beiden Hypothesen der Wirklichkeit entspricht, muß die Zukunft lehren. Ich vermeide deshalb von jetzt ab die Ausdrücke „Vorniere“ und „Urniere“ und brauche die indifferenten Namen „kranialer und kaudaler Nierenabschnitt“.

Wenn der kraniale Nierenabschnitt aus Teilen der Vorniere des Stadiums B hervorgeht, so müssen seine 8—9 Kanälchen, die im Embryo C in einem Raum liegen, der im Embryo B nur 2 Kanälchen enthielt, sich entweder durch Teilung oder Neubildung vermehrt haben, oder sie sind durch Zurückbleiben des vorderen Nierenabschnittes im Wachstum bei stärkerem Wachstum der Umgebung aus mehreren Segmenten des Stadiums B in die 2 Segmente des Stadiums C zusammengedrängt worden. Ein Zusammendrängen der Vornierenkanälchen auf einen kleineren Raum sehen wir bei der Rückbildung der Vornieren der meisten Vertebraten eintreten, es wäre also auch hier möglich. Die Thatsache daß im weiteren Verlauf der Ent-

wickelung vom Embryo C zum erwachsenen Tier eine gewaltige Vermehrung der Kanälchen sowohl durch Neubildung als durch Teilung eintritt, spricht aber auch für die erste Möglichkeit.

Der kaudale Nierenabschnitt des Embryos C zeigt in allen wesentlichen Punkten bereits den gleichen Bau wie im erwachsenen Tier, der kraniale Abschnitt dagegen geht bis zur definitiven Größenentwickelung des Tieres eine Reihe von Veränderungen ein, über welche ich nach den Untersuchungen von Maas (1897) berichte. Maas hat zwar Myxine glutinosa untersucht und hier keine Embryonen (sein jüngstes Exemplar besaß bereits eine Länge von 8,5 cm), doch lassen sich die Verhältnisse des kranialen Nierenabschnittes in seinem jüngsten Tier gut auf die des Embryos C von Price beziehen. Im Embryo C bestand der kraniale Nierenabschnitt links aus nicht mehr als 9, rechts nicht mehr als 8 einzelnen Harnkanälchen. In dem 8,5 cm langen Tier von Maas ließen sich 8—9 Gruppen von Harnkanälchen nachweisen. Um das Stadium von Maas an das Stadium von Price anzuschließen, brauchen wir nur eine Vermehrung der 8—9 einzelnen Kanälchen des Stadiums C anzunehmen und da wir von dem 8,5 cm langen

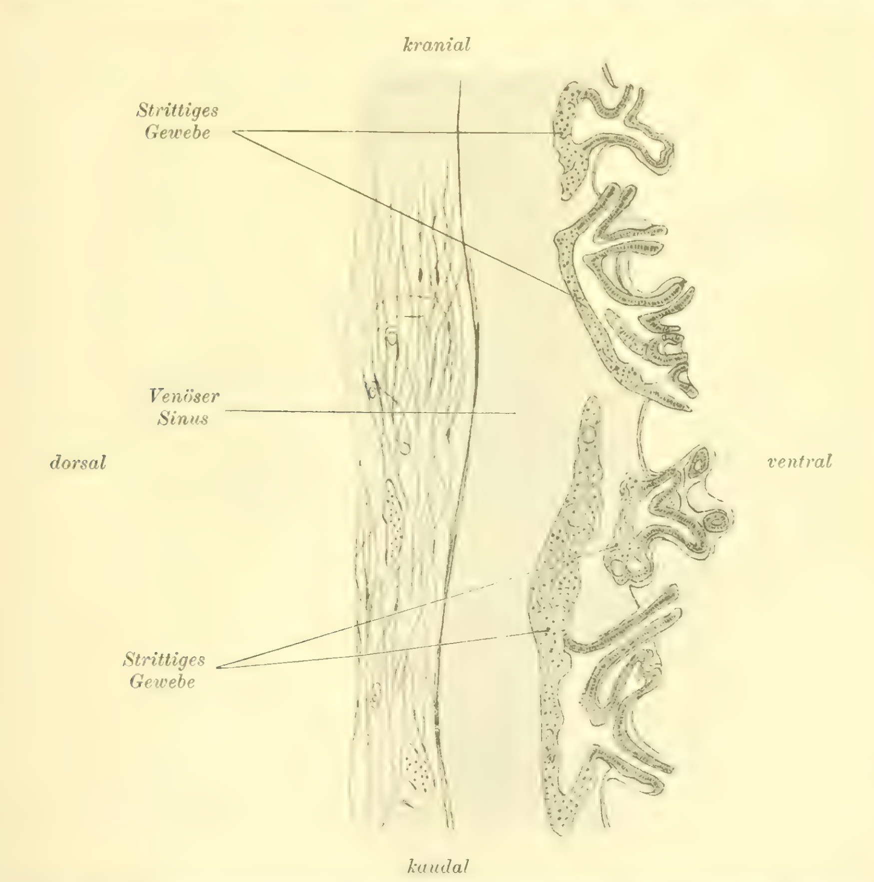


Fig. 59. Längsschnitt aus 2 sagittalen Schnitten kombiniert; nicht mehr jugendliches Stadium, um die verschiedenen Kanälchengruppen und ihre Zusammenfassung durch das strittige Gewebe zu zeigen. Nach Maas (1897). Vergr. 60:1.

Tier bis zur völligen Geschlechtsreife ebenfalls eine fortlaufende Vermehrung der Kanälchen vor sich gehen sehen, findet diese Annahme keine Schwierigkeit. Ueberdies lassen sich in dem 8,5 cm langen Tiere Gruppen nachweisen, die nur aus einem Kanälchen bestehen, es sind das gewöhnlich die am weitesten kranial gelegenen. Die einzelnen Harnkanälchen aus den verschiedenen Gruppen beginnen gewöhnlich mit einem oder mehreren Trichtern in der Pericardialhöhle und endigen nach mehr oder weniger langem, mehr oder minder geschlängeltem Verlauf blind, an ihren blinden Enden hängen sie mit einem eigentümlichen lymphatischen Gewebe zusammen, welches ich mit Maas, um zunächst einen Namen zur Verfügung zu haben, als das strittige Gewebe bezeichnen will. Das strittige Gewebe vereinigt sämtliche Harnkanälchen einer Gruppe zu einem Ganzen. Zwischen den Gruppen von einfachem Bau, die nur aus einem Harnkanälchen mit einer Mündung bestehen und die meist am kranialen Ende liegen, und den kompliziert aufgebauten Gruppen finden sich alle Uebergänge. In Fig. 59 gebe ich einen Längsschnitt durch das vordere Ende des kranialen Nierenabschnittes eines älteren Tieres wieder, um die Anordnung der Gruppen zu einander und ihre Zusammensetzung aus einzelnen Kanälchen und strittigem Gewebe zeigen zu können. Es sind im ganzen 4 solcher Gruppen im Schnitt getroffen, jede Gruppe von Kanälchen wird durch eine Masse strittigen Gewebes vereinigt. Der Uebergang der Kanälchen in das strittige Gewebe ist durch eine



Fig. 60. Querschnitt durch den kranialen Nierenabschnitt einer 15 cm langen Myxine glutinosa. Nach Semon (1896). Vergr. 180:1.

ziemlich deutliche Grenze bestimmt. Die epithelialen Zellen des Kanälchens verlieren zunächst ihren Zusammenhalt, die Basalmembran hört plötzlich auf, und das unmittelbar anstoßende Gewebe zeigt einen ganz anderen Charakter, wenn es auch noch aus Zellsträngen besteht: Fig. 60 stellt den Uebergang der Kanälchen in das „strittige Gewebe" bei starker Vergrößerung dar, der Querschnitt stammt von einer älteren Myxine (16 cm lang). Da im weiteren Verlauf der Entwickelung einzelne Teile der Harnkanälchen zu diesem strittigen Gewebe umgeformt werden, nehmen Maas und Spengel an, daß das strittige Gewebe durch Proliferation der blinden Kanälchenenden erfolgt. Später vereinigen sich die strittigen Gewebe der verschiedenen Gruppen untereinander. Bei diesem Verschmelzungsprozeß können auch die Lichtungen innerhalb der einzelnen Gewebe ineinander durchbrechen, ohne daß es zur Bildung einer einheitlichen Lichtung im ganzen kranialen Nierenabschnitt kommt. Sind sämtliche Kanälchengruppen durch proliferierende Epithelmassen verbunden, ändert das strittige Gewebe seinen Charakter, die Zellen werden mehr langgestreckt, die Kerne erscheinen kleiner, und eine Grundsubstanz faseriger Art tritt auf, die anfangs außen an der Peripherie der einzelnen Gruppen gelegenen Gefäße geraten jetzt zwischen die Stränge und Balken des neuen Gewebes und lösen sich teilweise in dasselbe auf; so entsteht der lymphatische Charakter des ausgebildeten Organes (Maas 1897).

Deutung des kranialen Nierenabschnittes.

Wenn wir uns über die Bedeutung dieses strittigen Gewebes klar werden wollen, müssen wir die später zu schildernden Verhältnisse der Ganoidenvorniere zum Vergleiche heranziehen. Die Ganoidenvorniere entwickelt im Verlauf ihrer Vornierenkanälchen innere Vornierenkämmerchen. Das Epithel dieser Vornierenkämmerchen proliferiert und liefert Ballen von Epithelzellen, aus welchen sich Blutgefäße entwickeln, wir erhalten so ein ähnliches, wenn auch viel einfacheres Bild, wie es das strittige Gewebe mit seinen Hohlräumen darbietet, und ich bin deshalb geneigt, die Hohlräume des strittigen Gewebes als Vornierenkämmerchen, das strittige Gewebe selbst als ein umgewandeltes Produkt des auskleidenden Epithels dieser Kämmerchen zu betrachten. Die Kanälchen des kranialen Nierenabschnittes wären dann gleichwertig mit Nephrostomalkanälchen, deren Vermehrung sowohl an Zahl als an Trichtern auch in den Vornieren anderer Kranioten zu beobachten ist. Mit dieser Auffassung bin ich in Uebereinstimmung mit Semon (1896), der allerdings auf einem ganz anderen Wege und aus ganz anderen Gründen zu dem gleichen Resultat gelangt. Daß neben diesen inneren Vornierenkämmerchen, wie wir gleich hören werden, ein äußerer Glomerulus und eine äußere Vornierenkammer vorkommen, bietet dem Vergleich nicht die geringste Schwierigkeit, weil auch neben den inneren Vornierenkämmerchen der Ganoiden ein äußerer Glomerulus und eine äußere Vornierenkammer zur Entwickelung gelangen. Endlich muß noch betont werden, daß es sich hier offenbar um sekundäre Bildungen handelt, während die Vornierenkämmerchen der Ganoiden primäre Bildungen sind.

Die weitere Ausbildung des kranialen Nierenabschnittes betrifft nur noch untergeordnete Thatsachen. Die Trichtermündungen der Harnkanälchen ordnen sich allmählich in zwei Längsreihen, in eine mediale und eine laterale (s. Fig. 60); im vorderen Abschnitt überwiegen die

lateralen, im hinteren die medialen Trichter. Trotzdem die kraniale Niere keine Verbindung mit dem Ausführungsgang besitzt und ein rudimentäres Organ darstellt, nimmt sie während des Gesamtwachstumes des Tieres noch an Masse ziemlich bedeutend zu (Semon 1896).

Schon in dem jungen Tiere von 8,5 cm Länge von Maas wurde die kraniale Niere mit einem Teil ihrer Kanälchen und dem strittigen Gewebe in einen großen Venensinus eingestülpt, der proximalwärts und distalwärts mit der Vena cardinalis post. in Verbindung steht (Fig. 59, Fig. 60). Die Lage innerhalb der Vene erhält sich zeitlebens.

Der intermediäre Abschnitt schwankt in seiner Ausdehnung mit der schwankenden Zahl der Kanälchen des kaudalen Abschnittes, er ist um so größer, je geringer die Zahl der letzteren ist, im Embryo C erstreckt er sich über ein Segment, bei älteren Tieren über zwei. Da er früher Kanälchen enthielt, finden sich in seinem Bereich Reste derselben und ihrer Glomeruli vor, später, wenn auch der primäre Harnleiter in dem intermediären Abschnitt zurückgebildet wird, auch Reste des letzteren. Bei großen, ausgewachsenen Tieren konnte Maas weder Reste der Vornierenkanälchen noch des primären Harnleiters nachweisen.

Filtratorischer Apparat.

Was die Beziehungen zwischen Vornierensystem und Gefäßsystem anlangt, so lassen sich bestimmte Angaben über diese Beziehungen erst im Stadium B machen. Zwar fand Price in seinem Stadium A Gefäße unter der Splanchnopleura in einer solchen Lage, daß er zuerst vermutete, in ihnen die Homologa zu den Kiemengefäßen des Amphioxus und den Vornierenarterien der Selachier vor sich zu haben, doch scheinen diese Gefäße weder besondere Beziehung zu den Cölomtrichtern der Kanälchen zu besitzen, noch stehen sie in Verbindung mit der Aorta.

Innere Glomeruli.

Die ersten Glomeruli sind innere, sie treten im Stadium B auf, und zwar an der Stelle, wo das Vornierenkanälchen in die Anlage der Bowman'schen Kapsel übergeht, wie das Fig. 61 zeigt. Die Glo-

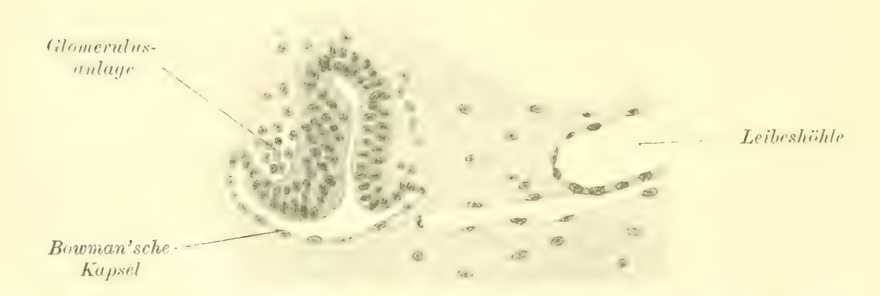


Fig. 61. Querschnitt durch ein Harnkanälchen eines Embryo des Stadiums B. Nach Price (1897). Das Harnkanälchen ist von der Leibeshöhle abgeschnürt, zwischen dem Hauptkanälchen und der erweiterten Bowman'schen Kapsel, auf der medialen Seite eine Anhäufung von Rundzellen, die erste Anlage des inneren Glomerulus.

meruli werden aber nur in dem kaudalen, nicht in dem kranialen Nierenabschnitt angelegt, im kaudalen Abschnitt auch nur in den Segmenten, in denen die Harnkanälchen erhalten bleiben. Alle Glomeruli besitzen anfangs nur ein Vas afferens und ein Vas efferens, die an entgegengesetzter Seite den Glomerulus verlassen. Bei älteren Tieren tritt merkwürdigerweise eine Vermehrung der Efferentia ein (Maas 1897)

Aeußerer Glomerulus.

Im kranialen Abschnitt der Niere zeigt selbst das Stadium C von Price keine Glomerulusentwickelung: erst bei dem fertig ausgebildeten Tiere tritt entlang dem hinteren Viertel (Myxine, Kirkaldy 1894) an der medialen Seite der Niere ein großer Glomerulus auf (Fig. 62). Bei jüngeren Tieren springt er frei in eine Nische der Leibeshöhle vor (Spengel 1897), welche sich bei älteren Tieren allmählich bis auf eine vordere schlitzförmige Oeffnung von der übrigen Leibeshöhle abschließt (Maas 1897). Die Gefäßversorgung erfolgt

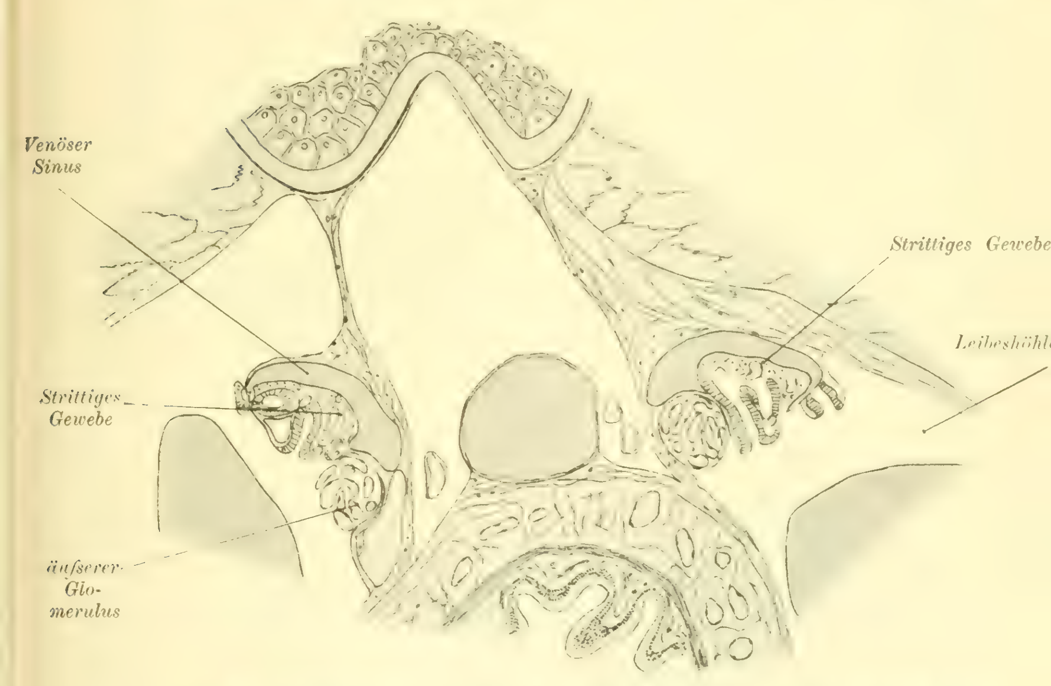


Fig. 62. Querschnitt durch die Herzgegend einer sehr jungen Myxine glutinosa. An der medialen Seite des kranialen Nierenabschnittes springt der äußere Glomerulus frei in die Leibeshöhle vor. Nach Maas (1897). Vergr. 60:1.

durch 3—5 Aeste von der Aorta aus (Maas 1897). Maas nimmt deshalb an, daß dieser große Glomerulus durch Zusammenfluß mehrerer kleiner entstanden ist. Aus dieser Darstellung geht ohne weiteres hervor, daß es sich hier um die Bildung eines äußeren Glomerulus resp. Glomus und einer äußeren Vornierenkammer handeln muß. Das Glomus wurde zuerst von Weldon (1884) bei Bdellostoma

entdeckt, in seiner Bedeutung aber erst durch die verdienstvolle Arbeit von Spengel richtig erkannt.

6. Vorniere der Teleostier.

Die Teleostier haben zwei Harnorgane, ein provisorisches und ein bleibendes, beide Organe werden, wie das bereits an anderer Stelle hervorgehoben wurde, atypisch angelegt. Da die Entwickelung des Exkretionssystems bei allen Teleostiern in den Hauptzügen übereinstimmt und nur in den Details sich Abweichungen vorfinden, lege ich der nachfolgenden Schilderung die Verhältnisse bei Lachs und Forelle zu Grunde und füge die abweichenden Thatsachen über andere Teleostier an den entsprechenden Stellen bei.

Exkretorischer Apparat.
Zeit des Auftretens. Ort des Auftretens.

Die erste Anlage der Vorniere erscheint bei Forellenembryonen mit 11 Ursegmentpaaren. Die Gesamtanlage erstreckt sich vom 3. Segment bis zum Ende der Leibeshöhle und entwickelt sich allmählich in kranio-kaudaler Richtung. Die specielle Anlage der Vornierendrüse erstreckt sich bei den einzelnen Teleostiern über 1—5 Segmente, bei der Forelle über 4—5 Segmente, bei Leuciscus cephalus, Exocoetus volitans über 3 Segmente, bei Solea vulgaris über 2—3 Segmente, bei Rhombus sp. ?, Pleuronectes microcephalus, Clupea sprattus, Trachinus vipera, Caranx trachurus über 1 Segment: eine ganz minimale Ausdehnung, nur auf einem Schnitt sichtbar, besitzt sie bei Callionymus lyra (Swaen u. Brachet 1901). Ebenso schwankt die Lage des vorderen Endes der Vornierenanlage, dasselbe liegt in der Höhe des 2. Segmentes bei Leuciscus cephalus, des 3. Segmentes bei Exocoetus volitans, Solea vulgaris, Pleuronectes microcephalus, Trachinus vipera und Trutta fario, zwischen 3. und 4. Ursegment bei Callionymus lyra, in der Höhe des 4. Ursegmentes bei Rhombus sp. ?, Caranx trachurus

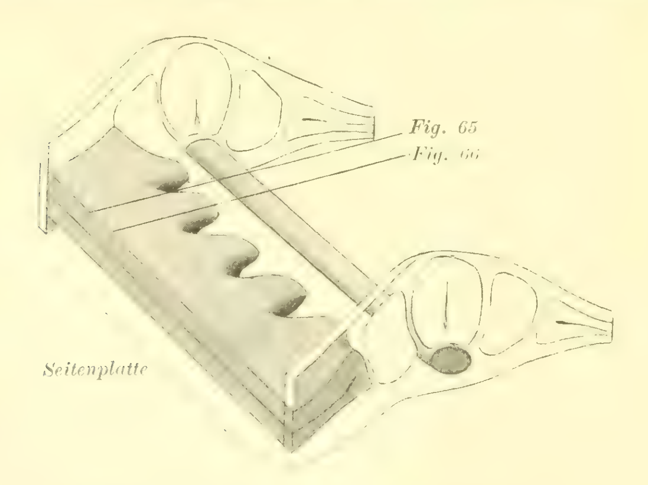


Fig. 63. Forellenembryo vom 26. Tage der Entwickelung. Modell der ersten Vornierenanlage. Die spezielle Vornierendrüsenanlage besteht aus 5 Zapfen, welche rudimentären Vornierenkanälchen entsprechen. Der Ort des Schnittes der Fig. 64 und 65 ist in dieser Figur angegeben.

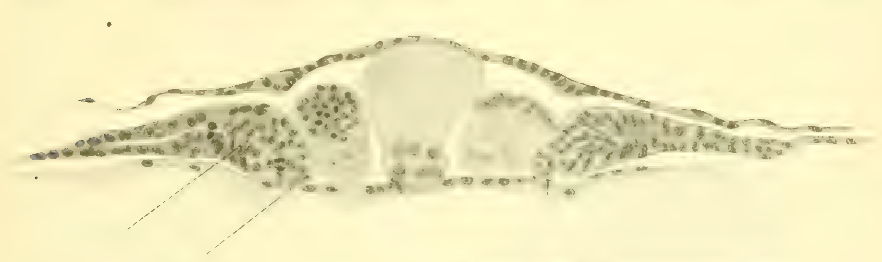
und endlich in der Höhe des 6. Ursegmentes bei Clupea sprattus (SWAEN u. BRACHET 1901).

Mutterboden.

Bei den Salmoniden trennen sich die Ursegmente schon beim ersten Auftreten vollständig von der Seitenplatte, ein Ursegmentstiel, sonst — wie wir oben gesehen haben — der Mutterboden des Exkretionssystems, existiert hier nicht. Sein Zellmaterial muß sich entweder in der lateralen Wand des Ursegmentes oder in der medialen Wand der Seitenplatte, dem sog. Mittelblatt vorfinden, bei den untersuchten Salmoniden ist letzteres der Fall.

Art des Auftretens.

Trotz des Ausganges von dem Mittelblatt der unsegmentierten Seitenplatte treten die Kanälchen segmental auf und zwar liegt je ein Kanälchen entsprechend der kaudalen Hälfte eines Ursegmentes. Die einzelnen Kanälchen sind nicht dorsalwärts gegen das Ektoderm, sondern median- und ein wenig ventralwärts gerichtet, sie erscheinen infolgedessen als direkte Fortsetzung der Seitenplatte, sowohl der Somato- als der Splanchnopleura. In der Fig. 63 sind die 5 Vornierenkanälchen eines Forellenembryo rekonstruiert, sie erscheinen als niedrige, in gleichen Abständen horizontal gestellte Kegel, welche mit breiter Basis der Seitenplatte ansitzen und ihre Spitze medianwärts gegen



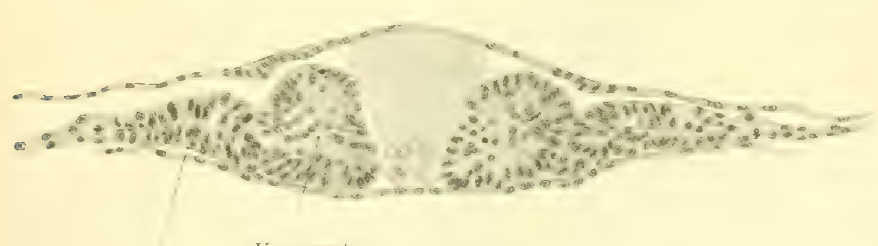


Fig. 64. Forellenembryo vom 26. Tage mit 11 Ursegmentpaaren. Schnitt zwischen 4. und 5. Ursegment. Auf der linken Seite der Figur (rechte Seite des Embryo) geht der Schnitt durch die Mitte des rudimentären Vornierenkanälchens (Fig. 63 zeigt den Ort des Schnittes). Auf der rechten Seite läuft er durch die kaudal gerichtete Kuppe eines Vornierenkanälchens. Vergr. 150:1.

Fig. 65. Forellenembryo vom 26. Tage mit 11 Ursegmentpaaren. Schnitt durch die Mitte des 4. Ursegmentes. Vergr. 150:1.

das Ursegment kehren. Ab und zu ist eines der Kanälchen mit seiner Spitze nicht rein medianwärts, sondern gleichzeitig etwas kaudalwärts gekehrt, seine Spitze erscheint dann im Querschnitt scharf gegen die Seitenplatte abgesetzt (Fig. 64 rechte Seite). Der Schnitt der Fig. 64 trifft auf der linken Seite die Mitte eines Kanälchens, auf den ersten Blick wird es vielleicht übersehen, weil es in der Fortsetzung der Seitenplatte liegt und als ein Teil derselben erscheint. Erst durch Vergleich mit der darunter gestellten Fig. 65 kann man die medianwärts erfolgte Wucherung der Seitenplatte, die Neubildung, feststellen. Das Kanälchen wird durch eine Zellmasse repräsentiert, die an ihrer lateralen Seite an das Mittelblatt der Seitenplatte anstößt und sich von derselben durch die verschiedene Stellung ihrer Zellenkerne abgrenzen läßt. Trotzdem die Seitenplatte bereits eine spaltförmige Lichtung aufweist, ist die Anlage des Kanälchens vollkommen solid. Auf der linken Seite der Fig. 64 geht der Schnitt durch die Kuppe eines etwas kaudalwärts gerichteten Vornierenkanälchens, man sieht dieselbe als einen deutlich abgegrenzten Zellhaufen frei zwischen Ursegment und Seitenplatte liegen. Sämtliche 5 Kanälchen sind entsprechend unserer im allgemeinen Kapitel gegebenen Definition als Hauptkanälchen anzusprechen.

Primäre Vornierenfalte.

Das Stadium der isolierten Kanälchen existiert nur kurze Zeit: kaum ist das 12. Ursegmentpaar angelegt, so verschmelzen die 5 Ka-

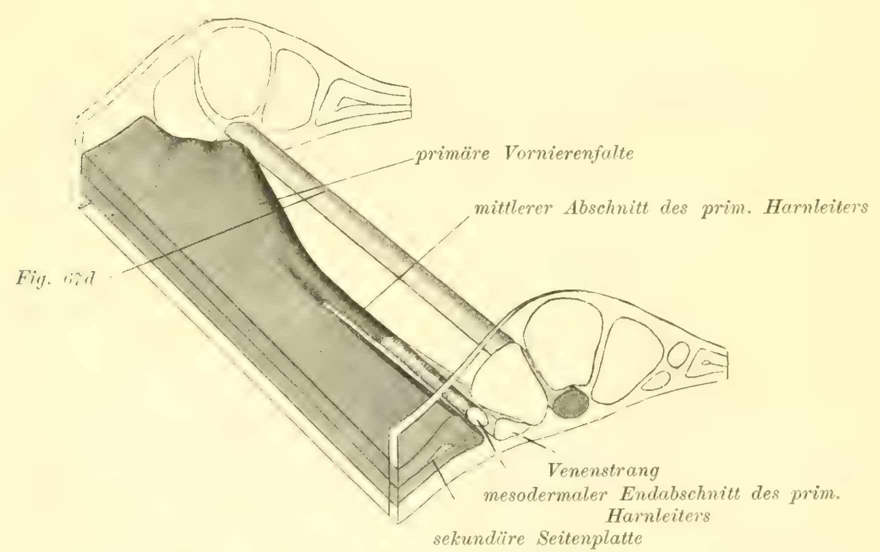


Fig. 66. Modell der primären Vornierenfalte und des primären Harnleiters. Die Vornierenfalte springt deutlich über das Niveau der Seitenplatte vor.

nälchen untereinander und bilden eine breite Falte, die primäre Vornierenfalte (Fig. 66). Die Falte sitzt an ihrer Basis der Seitenplatte ohne Grenze an und schiebt sich mit ihrer aus der Vereinigung der Kuppen entstandenen freien Kante unter die Ursegmente: entsprechend ihrer Entstehung erstreckt sich die Vornierenfalte bei der

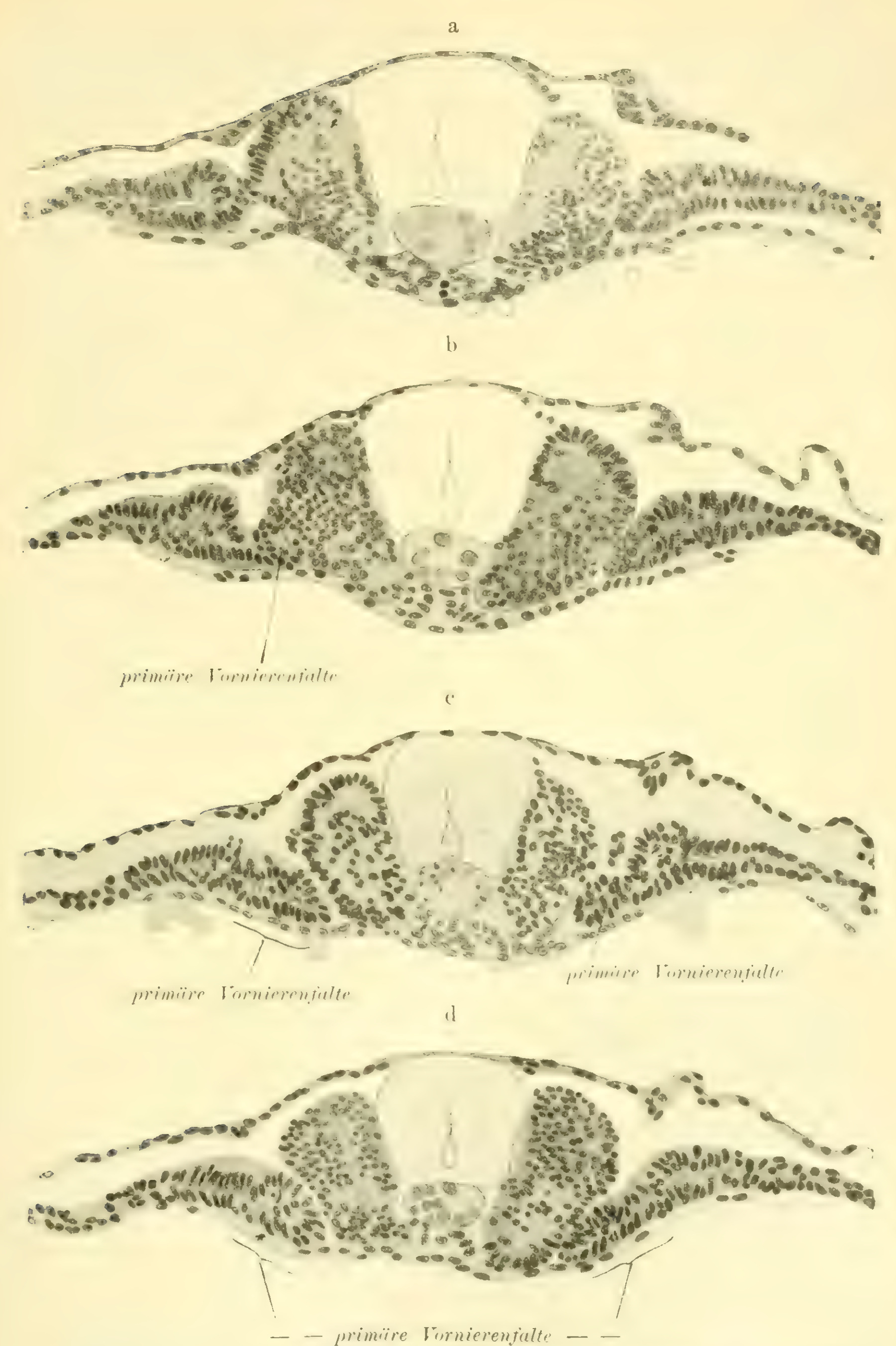


Fig. 67a—d. Forellenembryo vom 28. Tage mit 17 Ursegmentpaaren. 4 Querschnitte durch die Gegend der primären Vornierenfalte. a Der Schnitt trifft die Seitenplatte vor Bildung der primären Vornierenfalte, er passiert links den vorderen Rand des 3. Ursegmentes, rechts geht er zwischen 2. und 3. Ursegment durch. b Der Schnitt geht links (rechte Seite des Embryo) durch den Anfang der Vornierenfalte,

rechts liegt er noch vor der Vornierenfalte. Links hintere Fläche des 3. Ursegmentes, rechts vor der Mitte des 3. Ursegmentes. c Der Schnitt geht links durch die voll entwickelte Vornierenfalte, rechts durch den Anfang derselben. Links Mitte des 4. Ursegmentes, rechts vorderer Rand des 4. Ursegmentes. d Die Vornierenfalte ist beiderseits entwickelt. Links vordere Wand des 5. Ursegmentes, rechts hinter der Mitte des 4. Ursegmentes. Vergr. 150:1.

Forelle über 4—5 Segmente (3. resp. 4.—7. Segment), am kranialen Ende springt sie scharf über die Seitenplatte vor, am kaudalen fällt sie ganz allmählich ab. Im weiteren Verlauf der Entwickelung erhält die primäre Vornierenfalte eine spaltförmige Lichtung, welche in ganzer Ausdehnung mit der Lichtung der Seitenplatte kommuniziert, sie wird infolgedessen deutlich zweiblättrig. Auf dem Querschnitt durch die Mitte der Falte ist jetzt jede Grenze der Vornierenfalte gegen die Seitenplatte auch für den aufmerksamen Beobachter verwischt (s. Fig. 67), Somatopleura und Splanchnopleura derselben gehen ohne Grenze in die beiden Blätter der Vornierenfalte über: die Beteiligung beider Blätter der Seitenplatte an dem Aufbau der Vorniere ist damit außer allen Zweifel gestellt. Die nur durch den Vergleich mit weiter kranial- oder kaudalwärts liegenden Schnitten bestimmbare Einmündungsstelle der Vornierenfalte in die allgemeine Leibeshöhle entspricht den zusammengeflossenen Nephrostomen der Vornierenhauptkanälchen. Zur Kontrolle der Fig. 66 gebe ich in Fig. 67a—d vier Querschnitte aus einer Serie durch die primäre Vornierenfalte, die genaue Lagerung der Schnitte ist in der Figurenerklärung angegeben. Da ein Schnitt vor der Vornierenfalte (Fig. 67a) gezeichnet ist, können sie auch zur Demonstration der Höhe der Vornierenfalte dienen.

Primärer Harnleiter.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der primären Vornierenfalte kommt es vom 8. Ursegment ab zur Anlage des mesodermalen Endabschnittes des primären Harnleiters. Derselbe entsteht durch eine Teilung der Seitenplatte in 3 nebeneinander verlaufende Stränge, den Venenstrang, den primären Harnleiter und die sekundäre Seitenplatte. Fig. 68 giebt den entsprechenden Querschnitt wieder. Jeder der Stränge enthält beide Blätter der Seitenplatte, also auch der primäre Harnleiter wird aus dem Zellmaterial der Somato- und Splanchnopleura gebildet, sein Anschluß (Fig. 66) an die Vornierenfalte macht deshalb nicht die geringste Schwierigkeit. Indem mit fortschreitender Entwickelung die Dreiteilung der primären Seitenplatte gleichfalls kaudalwärts fortschreitet, differenziert sich der primäre Harnleiter allmählich aus dem Mesoderm heraus, bis er die Höhe der Kloake erreicht, unmittelbar neben welche er schließlich zu liegen kommt. Eine Beteiligung des Ektoderms an dem Aufbau des primären Harnleiters ist bei dieser Art der Entwickelung vollständig ausgeschlossen. Durch Zentrierung seiner Zellen erhält der Harnleiter später eine Lichtung, welche am vorderen Ende des primären Harnleiters mit der spaltförmigen Lichtung der Vornierenfalte kommuniziert. Das kaudale, blinde Ende des Harnleiters liegt eine Zeit lang unmittelbar der Kloake an und bricht dann später in dieselbe durch. Das weitere Schicksal seiner Kloakenmündung wird in dem Kapitel „Harnblasenentwickelung“ besprochen.

Da der mesodermale Endabschnitt des primären Harnleiters in völlig gleicher Weise entsteht wie die primäre Vornierenfalte, nur daß bei



Fig. 68. Forellenembryo vom 27. Tage. Schnitt durch die sich dreiteilende primäre Seitenplatte; auf der rechten Seite der Figur ist der Prozeß etwas weiter vorgeschritten als auf der linken. Vergr. 150:1.

ihm das Stadium der segmentalen Entstehung und die Ausstülpung wegfällt, so sehe ich in seiner Anlage eine abgekürzte Vornierenentwickelung und rechne die Gesamtanlage vom 3. Segment bis zur Kloake.

Mit der Vornierenfalte und dem mesodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters ist die Anlage der Teleostiervorniere vollendet.

Weitere Entwickelung der Vorniere.

Die Vorniere ist im Embryo und im jungen Fisch bis zum Ende des 2. Monates nach dem Ausschlüpfen, d. h. bis zu dem Zeitpunkt, wo der Dottervorrat sich seinem Ende nähert, das einzige funktionierende Harnorgan, sie muß sich deshalb aus diesem primitiven Zustand weiterentwickeln, um die Aufgabe als einziges Harnorgan zu erfüllen. Die Weiterentwickelung beginnt bei Embryonen mit 17 Ursegmentpaaren und äußert sich nur an der primären Vornierenfalte. Erstens löst sich die primäre Vornierenfalte im Bereiche des 6.—7. Ursegmentes von der Seitenplatte ab, der abgelöste Teil setzt kranialwärts den mesodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters fort, ich bezeichne ihn als den mittleren Teil des primären Harnleiters (in Fig. 66 durch den Grauton gegen den weiß gehaltenen Endabschnitt dargestellt). Zweitens erfolgt im Bereiche des 4. und 5. Segmentes ein stärkeres dorsalwärts gerichtetes Wachstum der Vornierenfalte und führt zu einer Verdickung fast ausschließlich der Somatopleura, welche jetzt statt der früheren einfachen Zellenlage eine Schichtung aufweist.

Sekundäre Vornierenfalte.

Der Verdickung der Somatopleura folgt eine Einfaltung derselben, sie beginnt an der Basis der primären Vornierenfalte, da, wo dieselbe mit der Seitenplatte zusammenhängt, und schiebt sich, die Somatopleura vor sich her treibend, in ventro-medialer Richtung gegen die Splanchnopleura vor, sodaß ihre Faltenkuppe dieselbe eben

berührt. Die Falte ist in der Rekonstruktion der Fig. 69 und im Querschnitt der Fig. 70 dargestellt und als sekundäre Vornierenfalte angegeben. Die Rekonstruktion belehrt über den

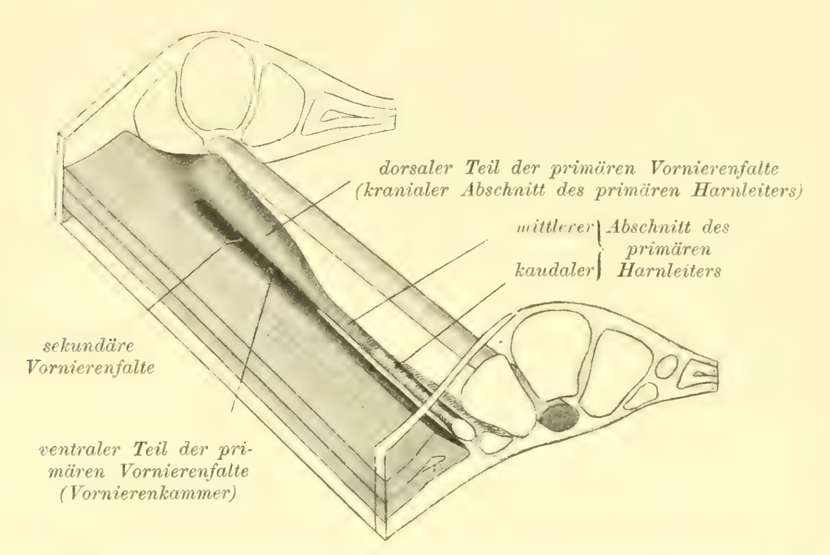


Fig. 69. Modell der primären Vornierenfalte im Stadium der sekundären Einfaltung. Durch die letztere wird die primäre Vornierenfalte in 2 Teile geschieden, den dorsalen, welcher zum kranialen Abschnitt des primären Harnleiters, und den ventralen, welcher zur inneren Vornierenkammer wird.

Ort und die Längenausdehnung, der Querschnitt über die Tiefe der Einfaltung. Der Erfolg der Einfaltung ist eine Scheidung der primären Vornierenfalte in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, beide Abschnitte hängen zunächst noch am medialen Ende der Falte zusammen, der ventrale steht in Verbindung mit der Seitenplatte (Fig. 70). In der Höhe des 5. Segmentes wird die

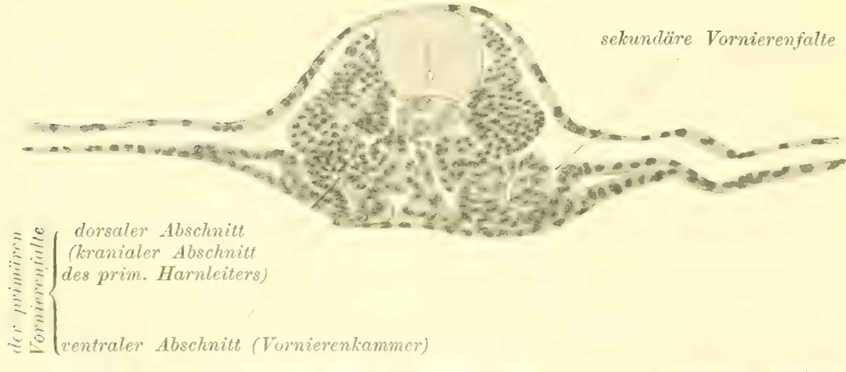


Fig. 70. Forellenembryo vom 32. Tage. Querschnitt der primären Vornierenfalte im Stadium der sekundären Einfaltung. Die sekundäre Vornierenfalte beginnt an der Basis der primären in der Somatopleura und wendet sich in ventromedialer Richtung gegen die Splanchnopleura. Vergr. 150:1.

Scheidung zur Teilung dadurch, daß der lateralen Einfaltung eine kleinere mediale, etwas dorsalwärts von der Kuppe der primären Vornierenfalte beginnend, entgegenkommt und mit ihr verschmilzt: in der Höhe des 4. Segmentes bleibt die Scheidung immer eine unvollständige. Aus dem ganzen ventralen Abschnitt entwickelt sich die innere Vornierenkammer, aus dem dorsalen Abschnitt, im Bereiche des 5. Segmentes, abermals eine Fortsetzung des primären Harnleiters, die ich als den kranialen Abschnitt des primären Harnleiters

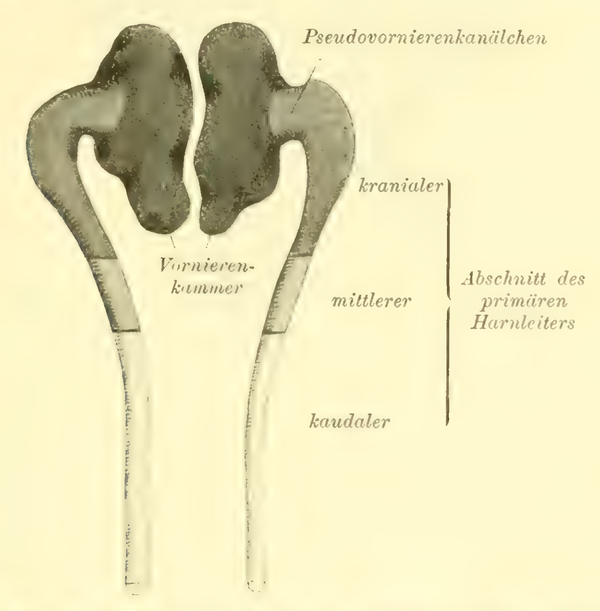


Fig. 71. Modell der Vorniere eines Forellenembryo nach Abschnürung von der Leibeshöhle.

bezeichne, im Bereiche des 4. Segmentes, wo die Verbindung mit dem ventralen Abschnitt der primären Vorniere erhalten bleibt, ein Kanälchen, das ich Pseudovornierenkanälchen nennen will. Später verschieben sich dorsaler und ventraler Abschnitt, der dorsale wandert lateralwärts, der ventrale medianwärts, so daß beide Abschnitte nebeneinander zu liegen kommen und das Pseudovornierenkanälchen nicht mehr nach abwärts, sondern medianwärts umbiegen muß, um die Vornierenkammer zu erreichen (Fig. 71).

Während diese Vorgänge sich an der Vornierenfalte abspielen, erweitert sich die bislang spaltförmige Leibeshöhle (Fig. 72) zu einem gewaltigen Hohlraum, ihre Wandung dehnt sich aus und flacht infolgedessen ihr Epithel ab. Das unverändert hoch gebliebene Epithel der Vornierenfalte setzt sich infolgedessen scharf gegen das Cölomepithel ab und die Mündung der Vornierenfalte in die Leibeshöhle wird deutlich. An der Mündungsstelle der Vornierenfalte, welche, wie wir oben gesehen haben, den zusammengeflossenen Nephrostomen der Vornierenkanälchen entspricht, erfolgt jetzt die Abschnürung der Vornierenfalte von der Seitenplatte (Fig. 72) und damit die

Loslösung der ganzen Vornierenanlage von der Leibeshöhle. Die Vorniere besteht jetzt (Fig. 71) 1. aus dem primären Harn-

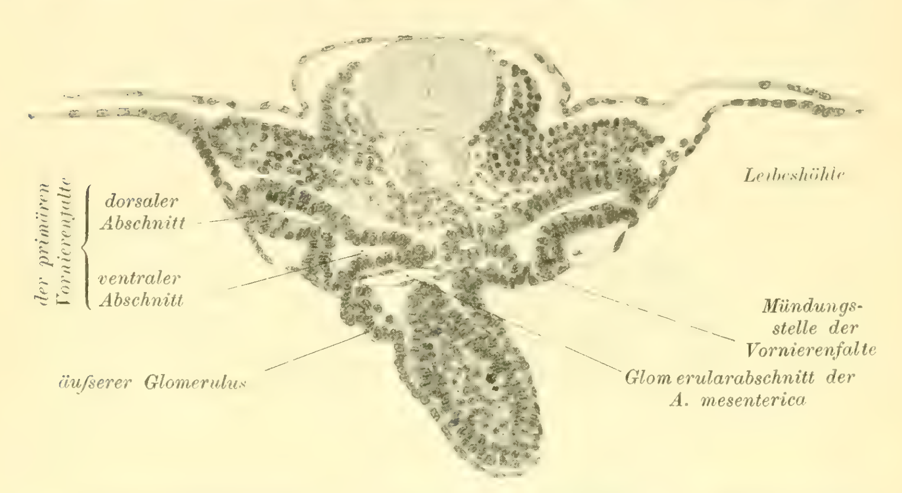


Fig. 72. Forellenembryo vom 37. Tage. Querschnitt in der Vornierengegend. Anlage der Vornierenkammer und des Glomerularabschnittes der A. mesenterica. Vergr. 150:1.

leiter, dessen 3 verschiedene Abschnitte durch die verschiedene Farbengebung angedeutet sind, 2) aus dem Pseudovornierenkanälchen und 3. aus der Anlage der inneren Vornierenkammer.

Bei Esox lucius scheinen nach Rosenberg (1867) die Veränderungen an der primären Vornierenfalte sich erst abzuspielen, nachdem sich das ganze Vornierensystem von der Leibeshöhle getrennt hat.

Filtratorischer Apparat.

Die ausgebildete Teleostierniere besitzt keinen echten Glomerulus. Die filtratorische Funktion übernimmt an dessen Stelle eine bestimmte Strecke der A. mesenterica, welche dieser Aufgabe von Anbeginn durch besondere Einrichtungen angepaßt wird, ich bezeichne diese Strecke im Nachfolgenden als Glomerularabschnitt der A. mesenterica. Dieser Glomerularabschnitt wird zuerst angelegt, und zwar am 44. Tage (Forelle), also ungefähr in der Mitte des embryonalen Lebens; die übrigen Abschnitte der A. mesenterica erscheinen später. Der Glomerularabschnitt der A. mesenterica entsteht paarig und unabhängig vom übrigen Gefäßsystem in dem Winkel, welchen Vornierenkammeranlage (ventraler Abschnitt der primären Vornierenanlage, Fig. 72) mit der Leibeshöhle bildet. Die Anlage erscheint jederseits als ein nur von platten Epithelzellen gebildeter Sack (Fig. 73a u. b), beide Säcke verjüngen sich kranialwärts und enden blind, kaudalwärts vereinigen sie sich zu einem unpaaren Gebilde, das sich mehr und mehr verjüngend eine Strecke weit in der Radix mesenterii an der dorsalen Seite des Darmes verfolgen läßt und dann gleichfalls blind endigt. Ist die Anlage soweit vollendet, tritt sie an ihrem kranialen

Pol mit der unmittelbar dorsal von ihr gelegenen Aorta in (Fig. 73 ist sie noch nicht fertig angelegt, daher die Unterbrechung) in Verbindung, und zwar so, daß von der Aorta her zwei Ausstülpungen

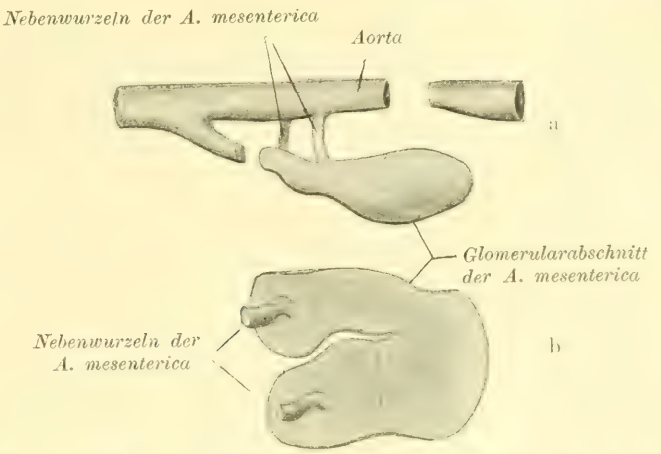


Fig. 73. Forellenembryo vom 44. Tage. Rekonstruktion der A. mesenterica. Anlage des Glomerularabschnittes. a von oben, b von der Seite gesehen.

und von dem kranialen Pol der beiden A. mesentericae je eine Ausstülpung sich entgegenwachsen und zusammenfließen, die damit hergestellte Verbindung bildet die primäre Wurzel der A. mesenterica. Eine zweite Verbindung zwischen Aorta und Glomerularabschnitt der A. mesenterica entwickelt sich dadurch, daß von dem ventralen Umfang der Aorta rechts und links je 3—4 Aeste abgehen,

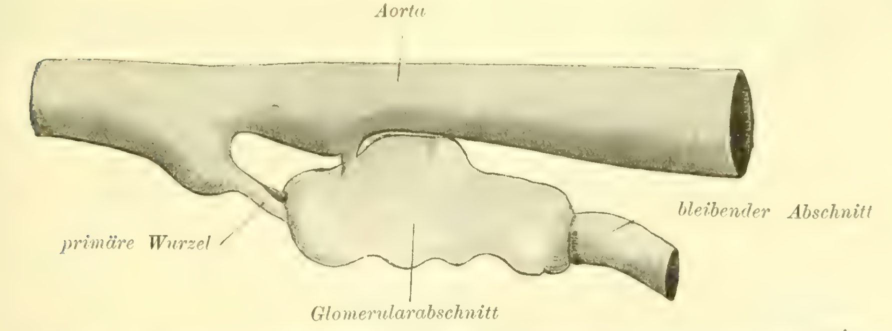


Fig. 74. Forellenembryo vom 52. Tage. Rekonstruktion der A. mesenterica. Ausbildung der primären Wurzel und des bleibenden Abschnittes.

welche an der dorsalen Seite mit dem Glomerularabschnitt in Verbindung treten, ich bezeichne sie als Nebenwurzeln der A. mesenterica (Fig. 74 u. 75). Das aus der Vereinigung der beiden Glomerularabschnitte am kaudalen Pol entstehende Gefäß wächst unterdessen weiter nach hinten und versorgt Vorderdarm, Mitteldarm und deren Anhangsgebilde mit Blut, ich bezeichne diesen Teil als den bleibenden Abschnitt der A. mesenterica (Fig. 74 u. 75). An-

schluß des Glomerularabschnittes an die Aorta und Auswachsen zur bleibenden A. mesenterica erfolgt zwischen 44. und 52. Tag der Entwickelung, so daß am Ende dieses Tages jede A. mesenterica aus folgenden 3 Teilen besteht: 1) aus der primären Wurzel, 2) aus dem weiten Glomerularabschnitt und 3) aus dem wieder eng gewordenen bleibenden gemeinsamen Abschnitt Die beiden primären Wurzeln der A. mesenterica von rechts und links vereinigen sich später zu einem unpaaren Gefäß. In der weiteren Entwickelung treibt der Glomerularabschnitt an seiner ganzen Peripherie eine Reihe unregelmäßiger Ausbuchtungen, dann fältelt er sich selbst, ebenso wie seine Ausbuchtungen sich fälteln, wieder ausbuchten, wieder fälteln und damit die eigentümliche charakteristische Form des Glomerularabschnittes der A. mesenterica erzeugen, welche für seine filtratorische Funktion notwendig ist und die ihm auf dem Querschnitt eine typische, glomerulusartige Form giebt. Ob bei diesem Aus- und Einfaltungsprozeß auch wirkliche Teilungen des Glomerularabschnittes unterlaufen, ist nicht mit Sicherheit auszusagen. Da die Ausbuchtungen um die ganze Peripherie des Glomerularabschnittes erfolgen und die beiden A. mesentericae dicht nebeneinander liegen, so verflechten sich die beiden Glomerularabschnitte in der Mittellinie derartig, daß sie schließlich als ein Organ erscheinen.

Am 54. Tag der Entwickelung stellt sich zwischen dem 3. Abschnitt der A. mesenterica und der Aorta dicht hinter dem Glomerularabschnitt eine mächtige Anastomose her, die sekundäre Wurzel der A. mesenterica (Fig. 75), sie wird zur bleibenden Wurzel der-

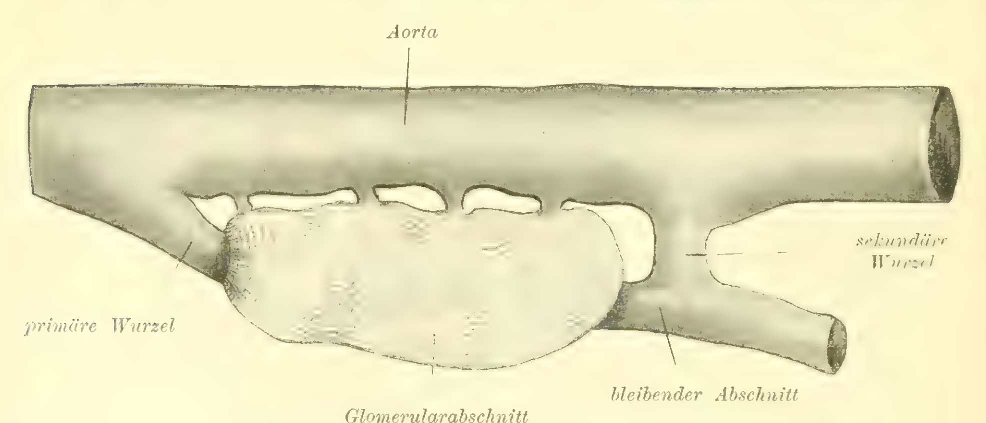


Fig. 75. Forellenembryo vom 54. Tage. Rekonstruktion der A. mesenterica. Ausbildung der sekundären Wurzel und der Nebenwurzeln.

selben, wenn bei der Rückbildung der Vorniere primäre Wurzel und Glomerularabschnitt zu Grunde gehen.

Die Verbindung zwischen Vorniere und Glomerularabschnitt der A. mesenterica vollzieht sich auf sehr einfache Weise. Wir hatten die Vornierenkammeranlage auf dem Stadium verlassen, in welchem sie wie ein zusammengefallener Sack in der Höhe des 3.—5. Ursegmentes lag, unmittelbar ventral von ihr wird, wie wir eben gesehen haben (Fig. 72), der Glomerularabschnitt der A. mesenterica angelegt. Zwischen dem 37. und 44. Tag der Gesamtentwickelung

treibt die Vornierenkammer in ihrer ganzen Länge vom 3.—5. Ursegment eine Ausbuchtung zwischen Glomerularabschnitt der A. mesenterica und der Leibeshöhlenwand vor. Ich habe diese Ausbuchtung in Fig. 76 mit „ventrales Horn" der Vornierenkammer bezeichnet, während der ursprüngliche Sack als „dorsales Horn" angeführt ist. Diese ventralen Hörner schieben sich von rechts und links gegen die Mittellinie vor, bis sie sich genau so wie die dorsalen Hörner in derselben berühren. Mit Ausbildung des ventralen Hornes ist der Glomerularabschnitt der A. mesenterica vollständig bis auf die mediale Seite, wo er dem der anderen Seite anliegt, umwachsen; buchtet und fältelt sich derselbe, so kann er es nur innerhalb der Vornierenkammer thun. Mit der Umwachsung des

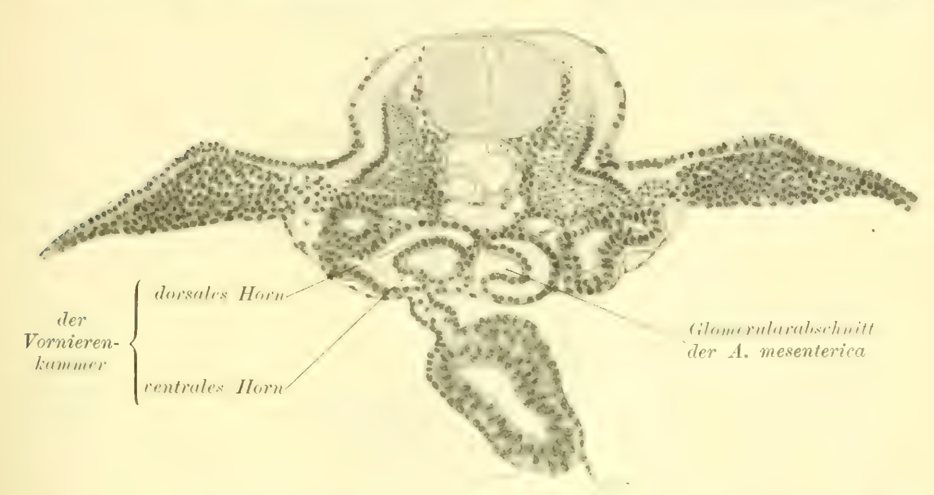


Fig. 76. Forellenembryo vom 44. Tage. Querschnitt der sich anlegenden Vornierenkammer. Der ventrale Abschnitt der primären Vornierenfalte treibt entlang dem Glomerularabschnitt der A. mesenterica eine Ausbuchtung, ventralen Horn der Vornierenkammer und umfaßt damit die letztere. Vergr. 150:1.

Glomerularabschnittes hat die Vornierenkammer ihre Entwickelung beendet. Nach der in der allgemeinen Uebersicht gegebenen Definition können wir diese Vornierenkammer, welche vollständig aus der Vornierenfalte, d. h. aus Teilen der ehemaligen Kanälchen entsteht, nur als eine innere bezeichnen. Die spätere Ausbildung der Vornierenkammer besteht in einer geringen Verlängerung und Erweiterung ihres Raumes. Die Erweiterung flacht das auskleidende Epithel mehr und mehr ab und bildet so eine Grenze für die Einmündung des sog. Pseudovornierenkanälchens, dessen Epithel cylindrisch bleibt. Wir können deshalb diese Mündung als den Vornierenkammertrichter des Pseudovornierenkanälchens bezeichnen.

Aeußerer Glomerulus.

Endlich muß noch eine vorübergehende Bildung erwähnt werden, die aber für die Vergleichung mit den Verhältnissen bei anderen Vornieren von Wichtigkeit ist. In Fig. 72 sahen wir ventral von der Abschnürungsstelle der Vornierenfalte auf beiden Seiten des Körpers eine Epithelverdickung auftreten, welche sich von der Abschnürungs-

stelle der Vornierenfalte bis ungefähr zur halben Höhe des Darmes erstreckt; auf der linken Seite der Figur ist diese Verdickung gegen die Umgebung schärfer abgegrenzt als auf der rechten, weil sie dort infolge der schiefen Lage des Darmes sich besser entfalten konnte. Verfolgen wir diese Epithelverdickung kaudalwärts, so nähert sie sich mehr und mehr dem Dotter und kommt schließlich dicht über die Umbiegungsstelle der Darmsplanchnopleura in die Dottersplanchnopleura zu liegen, in Fig. 77 ist sie auf halbem Wege vom Schnitt getroffen. Auf der rechten Seite des Embryo (linke Seite der Figur)

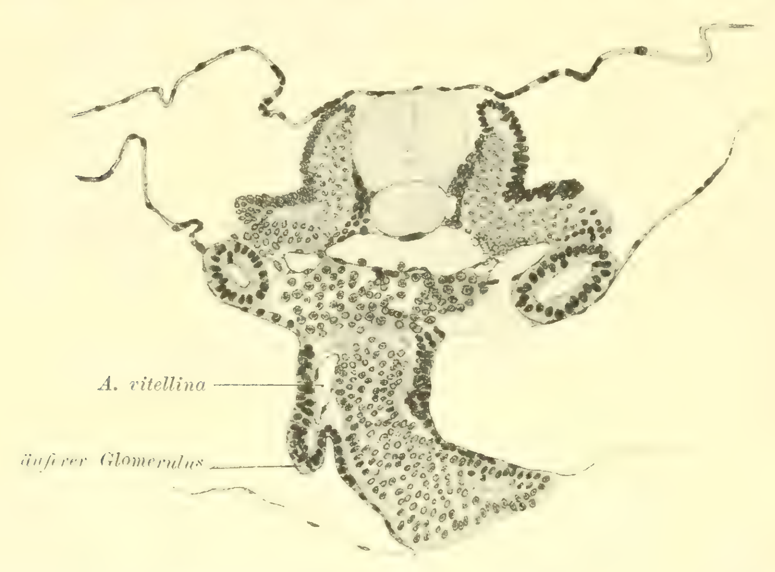


Fig. 77. Forellenembryo vom 44. Tage. Querschnitt durch den rudimentären äußeren Glomerulus und A. vitellina (?).

entwickelt sich diese Verdickung allmählich zu einer deutlichen pilzförmigen Prominenz (Fig. 77). Ich halte diese Verdickung und ihre Prominenz für die rudimentäre Anlage eines äußeren Glomerulus, und zwar aus folgenden Gründen: Entlang dieser Verdickung läuft ein Ast der rechten Aorta bis zum Dotter herab, um hier zu verschwinden. Der Ast entspringt kaudal vom Glomerularabschnitt der A. mesenterica und steht nicht mit ihr Verbindung. An der Stelle, wo die Prominenz des äußeren Glomerulus sich entwickelt, giebt er eine Reihe von Aesten in dieselbe ab (Fig. 77). Ich fasse diese Arterie als das Homologon einer Vornierenarterie der Selachier (Paul Mayer'sches Darmgefäß) auf und vermute deswegen in der Prominenz einen rudimentären äußeren Glomerulus.

Bei Leuciscus cephalus, Clupea sprattus, Rhombus sp.?, Solea vulgaris, Pleuronectes microcephalus, Trachinus vipera, Caranx trachurus, Callionymus lyra, Exocoetus volitans (Swaen u. Brachet 1901), Esox lucius (Rosenberg 1867) entwickelt sich das Pseudovornierenkanälchen, die innere Vornierenkammer und der sog. Glomerulus erst nach dem Ausschlüpfen der Tiere, nachdem sich das Vornierensystem vollständig von der Leibeshöhlenwand abgeschnürt hat.

Eigentümlich ist das Verhalten der beiden sog. Glomeruli bei Zoarces viviparus nach JUNGERSEN (1889), die im Laufe der Entwickelung weit auseinanderrücken.

Nachdem die definitive Ausgestaltung der Vornierenkammer dargestellt ist, erübrigt es nur noch, die definitive Ausgestaltung des primären Harnleiters und des Pseudovornierenkanälchens zu besprechen und das Auftreten eines 4. Bestandteiles der Vorniere zu erwähnen, eines Bestandteiles, der, streng genommen, nicht zur Vornierenentwickelung gehört und doch die äußere Form derselben hauptsächlich bedingt, ich meine das pseudolymphoide Gewebe. Der kraniale Abschnitt des primären Harnleiters wächst sehr stark in die Länge, legt sich infolgedessen in eine Reihe von Schlingen (Hauptschlingen), die ihrerseits wieder Nebenschlingen entwickeln. Zuerst biegt er, vom Pseudovornierenkanälchen ausgehend, kaudalwärts um und läuft ungefähr bis zum kaudalen Ende der Vornierenkammer, hier angelangt, wendet er sich und läuft in entgegengesetzter Richtung bis zum kranialen Ende der Vornierenkammer, um, hier angelangt, sich abermals zu wenden und nun definitiv kaudalwärts zu verlaufen. Der absteigende und der aufsteigende Schlingenschenkel und der Teil des definitiv kaudalwärts ziehenden primären Harnleiters, welcher im Bereiche der Vornierenkammer liegt, winden sich schließlich so stark, daß sie gegenüber dem kaudalen Teil des Harnleiters, der gestreckt verläuft, sehr voluminös erscheinen.

Das Pseudovornierenkanälchen und der gewundene Teil des primären Harnleiters sollen später ein Flimmerepithel erhalten (NUSSBAUM 1878, 1880). Ich (1896) habe weder bei Lachs noch bei Forelle jemals einen Flimmerbesatz gesehen, nur in späteren Stadien einen deutlichen Cuticularsaum. NUSSBAUM's Ansichten fallen hier aber mehr ins Gewicht, weil sie am lebenden Tier gewonnen sind, während ich nur fixiertes Material untersucht habe.

Pseudolymphoides Gewebe.

Das pseudolymphoide Gewebe entsteht durch Wucherung der Wandung des Venenplexus der Stammvene, welcher die Vorniere und den primären Harnleiter umgiebt. Die Wucherung der Venenwandung besteht aus dicht aneinander liegenden soliden Zellmassen, welche allmählich die Lücken zwischen den Windungen der primären Harnleiter vollständig ausfüllen und so die beiden Vornieren und den kranialen Teil des nicht gewundenen Harnleiters zu einem einheitlichen Organ zusammenschließen, das sich mehr und mehr von der Umgebung abgrenzt. War schon durch die Schlingenbildung des primären Harnleiters der kraniale Abschnitt desselben voluminös gegenüber dem nicht gewundenen kaudalen Abschnitt geworden, so hebt er sich jetzt nach Entwickelung des pseudolymphoiden Gewebes als abgeschlossene Masse gegenüber dem kaudalen Teil des primären Harnleiters ab, und diese abgeschlossene Masse wird als Kopfniere bezeichnet. Die Kopfniere würde also zusammengesetzt sein aus der Vornierenkammer, dem gewundenen Abschnitt des primären Harnleiters und dem pseudolymphoiden Gewebe.

Wenn später in der Umgebung dieser Kopfniere sich lockeres Bindegewebe entwickelt, so erhält die Kopfniere von demselben einen Ueberzug geliefert, den man gut als Vornierenkapsel bezeichnen kann.

Rückbildung der Vorniere.

Sobald die bleibende Niere in völlige Funktion getreten ist, beginnen Rückbildungsprozesse an der Vorniere aufzutreten, vom 185.—192. Tage nach der Befruchtung, also am Ende des 3. Lebensmonates beginnt die primäre Wurzel der A. mesenterica und das Stück derselben zwischen Glomerularabschnitt und sekundärer Wurzel der A. mesenterica sich zu verengen, mit dem 192. Tage sind beide Gefäßabschnitte verschwunden, der Glomerularabschnitt fällt deswegen, da er nicht mehr mit Blut gespeist werden kann, wie ein leerer Sack zusammen. Am 199. Tage verengen sich die beiden Pseudonephrostome, am 213. Tage beginnt der primäre Harnleiter in Vornierenhöhe sich zu strecken, zu verdünnen und stellenweise seine Lichtung zu verlieren. Bei dem Uebergang in den funktionierenden Teil des primären Harnleiters erweitert er sich plötzlich. Auf dieser Stufe verharrt die Vorniere lange Zeit, erst am 617. Tage nach der Befruchtung sind Vornierenkammer und Pseudovornierenkanälchen verschwunden, der primäre Harnleiter dagegen noch immer erhalten, wenn auch nicht als kontinuierlicher Gang. Gleichzeitig spaltet sich das durch die Entwickelung des pseudolymphoiden Gewebes zu einem unpaaren Organ gewordene Vornierenpaar, und diese Spaltung setzt sich auf den Anfangsteil der bleibenden Niere, welche dicht an die Kopfniere anschließt, fort. Während der Rückbildung nimmt das pseudolymphoide Gewebe an Masse zu, so daß eine Volumenabnahme der Kopfniere nicht eintritt. Nach dem 617. Tage fehlen mir eigene Beobachtungen an Forelle und Lachs. Balfour (1881) giebt an, daß bei Esox lucius, Osmerus eperlanus und Anguilla die Vorniere und Teile der Urniere im erwachsenen Tiere vollständig verschwinden. Das pseudolymphoide Gewebe der Vorniere bleibt zeitlebens erhalten und tritt in den Dienst eines anderen Organsystems, indem es die Bildung der neu zu ent-entwickelnden Blutkörperchen übernimmt (Balfour 1882, Ziegler 1887).

Die funktionierende Vorniere bleibt zeitlebens erhalten bei Fierasfer und Zoarces (Emery), ferner bei Lepadogaster Gouan., wo sich ihre Persistenz mit dem Fehlen aller Malpighi'schen Körperchen im Bereiche der bleibenden Niere kombiniert, so daß hier der sogen. Vornierenglomerulus den einzigen funktionierenden Filtrationsapparat des Exkretionssystems darstellt (Guitel 1900).

7. Vorniere der Ganoiden.

Die Litteratur über das Exkretionssystem der Ganoiden ist nicht bloß eine spärliche, sondern auch eine unvollständige und unzuverlässige, einmal verfügt keiner der Autoren über eine geschlossene Entwickelungsserie einer Familie, zweitens widersprechen sich entweder die Ergebnisse der einzelnen Forscher oder halten einer Nachprüfung nicht stand, und endlich drittens weisen die einzelnen Familien sehr erhebliche Verschiedenheiten auf. Die folgende Darstellung kann deswegen nur eine lückenhafte sein.

Mutterboden.

Die Vornierenkanälchen der Ganoiden entwickeln sich aus den Ursegmentstielen, die sich zum Teil vollständig von den Ursegmenten und der Seitenplatte ablösen und als selbständige Gebilde mit oft weiter Lichtung erscheinen (Fig. 78).

Exkretorischer Apparat.

Ort der Anlage.

Die Gesamtanlage erstreckt sich bei Amia, Lepidosteus und Acipenser wahrscheinlich über die ganze Leibeshöhle mit Ausnahme der vordersten Segmente. Die specielle Vornierendrüsenanlage ist bei keinem der Ganoiden genau anzugeben, da nirgends die frühesten Entwickelungsstadien bekannt sind, infolgedessen auch nicht die Zahl der Vornierenkanälchen, welche angelegt werden. Ich muß mich deshalb auf eine Reihe von Einzelangaben beschränken. Bei einem Embryo von Amia calva mit 15—16 Ursegmentpaaren finde ich Vornierenkanälchen im Bereiche des 3.—10. Ursegmentes und zwar immer 1 Kanälchen in je 1 Segment. Da der primäre Harnleiter, welcher in dieser Serie bereits entwickelt ist, im Bereiche des 11.—13. Ursegmentes segmentale Verdickungen aufweist, welche dem unterliegenden Mesoderm dicht anliegen und auf manchem Schnitt überhaupt nicht von ihm abzugrenzen sind, da ferner nur in diesen Verdickungen eine Lichtung nachzuweisen ist, erscheint es sehr wahrscheinlich, daß die specielle Vornierenanlage in jüngeren Embryonen sich über mehr Segmente erstreckt hat und in diesem Embryo bereits einem Rückbildungsprozesse unterliegt. Um eine ungefähre Zahl anzugeben, können wir sagen, daß die Vorniere von Amia calva sich in minimo über 8, wahrscheinlich aber über mindestens 11 Segmente erstreckt und in diesen Segmenten ebensoviele segmental angeordnete Vornierenkanälchen entwickelt. Bei Lepidosteus osseus beschreibt Beard (1889) die specielle Vornierendrüse im Bereiche des 4.—8. oder 9. Segmentes als einen soliden, ektodermwärts gerichteten Mesodermwulst; die Ausdehnung dieses Wulstes soll starken Schwankungen unterworfen sein und kann auf beiden Seiten des Embryos verschieden lang gefunden werden, doch umfaßt er immer mindestens 3 Ursegmente. Wir dürfen vielleicht nach Analogie der Verhältnisse bei Amia annehmen, daß dieser scheinbare Vornierenwulst sich aus mindestens 5—6 Vornierenkanälchen zusammengesetzt hat. Bei einem ausgeschlüpften, 6 Tage alten Acipenser sturio beschreibt Jungersen (1893) eine funktionierende Vorniere mit 6 Kanälchen, so daß wir auch bei Acipenser eine specielle Vornierendrüsenanlage annehmen dürfen, die sich über mindestens 6 Segmente erstreckte.

Art der Anlage.

Die Vornierenkanälchen vom Amia calva entstehen durch eine Ausbuchtung der Somatopleura des Ursegmentstieles. Auf der rechten Seite der Fig. 78 ist ein Schnitt durch die Anlage eines Vornierenkanälchens dargestellt. Wir sehen zwischen Ursegment und Seitenplatte den von beiden abgelösten Ursegmentstiel, welcher nach aufwärts wie ein dickes Köpfchen die Vornierenanlage trägt, seine erweiterte Lichtung schickt einen schmalen Spalt in die Vornierenanlage hinein. Nach unserer Nomenklatur wäre der dorsale Teil, das Köpfchen, als die Anlage eines Hauptkanälchens, der ventrale Teil, der ehemalige Ursegmentstiel, als die Anlage eines Ergänzungskanälchens aufzufassen; da das Ergänzungskanälchen von der Seitenplatte getrennt und gleichzeitig etwas erweitert ist, können wir sogar noch weiter gehen und von der Anlage eines inneren Vornierenkämmerchens sprechen. In dieser typischen Art und Weise entstehen nur die 3 vordersten Vornierenkanälchen, die 5 hintersten Vornierenkanälchen dagegen legen sich als einfache Verdickungen der Somatopleura des Ursegmentstieles ohne

Lichtung an. Ueber die Anlage des Sammelganges ist nichts bekannt. Bei dem eben beschriebenen Embryo von Amia calva war er bereits als solide Verbindung zwischen den einzelnen Vornierenkanälchen an-

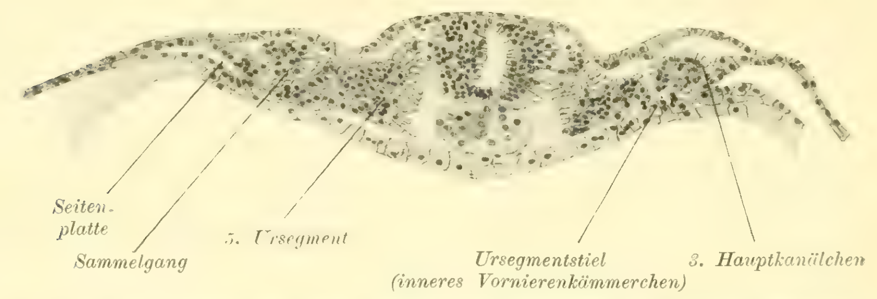


Fig. 78. Querschnitt eines Embryo von Amia calva mit 15—16 Ursegmentpaaren. Der Schnitt geht etwas vor der Mitte durch das 5. Ursegment und zeigt auf der rechten Seite der Figur (linke Seite des Embryo) das 3. Hauptkanälchen in Verbindung mit dem Ursegmentstiel, auf der linken Seite der Figur den Querschnitt des Sammelganges. Verkleinert nach einer bei 150facher Vergrößerung entworfenen Zeichnung.

gelegt; wie das Fig. 78 zeigt, ist er allseits scharf gegen seine Umgebung abgegrenzt. Es ist deshalb möglich, daß der Sammelgang, wie der anderer Wirbeltiere, durch Verwachsung der Vornierenkanälchen untereinander entstanden ist.

Mesodermaler Endabschnitt des primären Harnleiters.

Ueber die Anlage des mesodermalen Endabschnittes des primären Harnleiters bestehen nur unzuverlässige Angaben. BALFOUR und PARKER (1882) lassen den primären Harnleiter bei Lepidosteus in

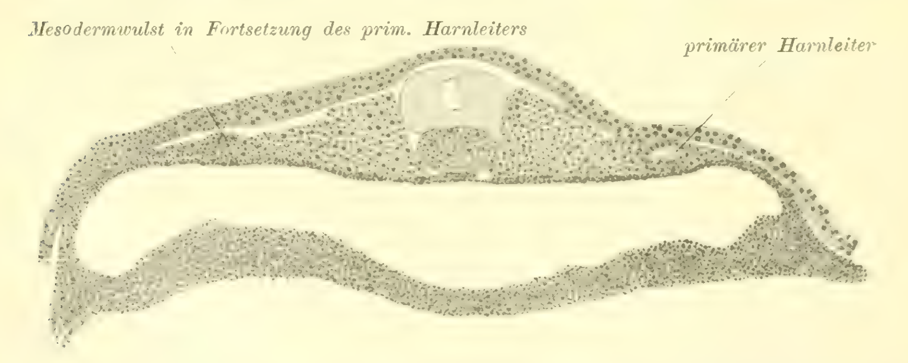


Fig. 79. Amia calva. Querschnitt eines Embryo, 2 Tage 18 Stunden nach abgelaufener Furchung, zur Demonstration des caudalen Harnleiterendes. Verkleinert nach einer bei 150facher Vergrößerung entworfenen Zeichnung.

seiner ganzen Länge durch eine Faltenbildung der Somatopleura an der Grenze zwischen Ursegment und Seitenplatte entstehen. SALENSKY (1880) spricht bei Acipenser ruthenus von einer Dreiteilung des Mesoderms, in Ursegment, primären Harnleiter und Seitenplatte, also einer ähnlichen Entwickelung, wie wir sie bei dem mesodermalen Endab-

schnitt des primären Harnleiters der Teleostier (p. 124) kennen gelernt haben. Meine eigenen Untersuchungen haben ergeben, daß der Endabschnitt des primären Harnleiters im Anschluß an den Sammelgang sehr früh auftritt. Bei dem Embryo mit 15—16 Ursegmentpaaren von Amia calva war er bereits in ziemlicher Ausdehnung entwickelt, lag frei zwischen Mesoderm und Ektoderm, aber immer mit dem ersten in Berührung und überschritt kaudalwärts die Zone der Ursegmente auf der rechten Seite um 4, auf der linken um 3 Ursegmentdurchmesser. Sein letztes Ende wurde bei verschiedenen Embryonen teils frei und zugespitzt, teils vollständig mit dem Mesoderm verschmolzen gefunden, letztere Endigungsart war die bei weitem häufigere. Fig. 79 zeigt einen Querschnitt durch das hintere Körperende eines Embryo von Amia calva mit unbekannter Ursegmentzahl, welcher linke und rechte Seite schief trifft, rechts ist der mesodermale Endabschnitt des primären Harnleiters noch deutlich mit einer Lichtung versehen und vom umliegenden Mesoderm, in welchem er förmlich eingegraben liegt, durch den geringen Dottergehalt seiner Zellen ziemlich gut abzugrenzen, links ist an der entsprechenden Stelle nur noch eine geringe Verdickung des Mesoderms sichtbar, die man kranialwärts sicher in den Endabschnitt des primären Harnleiters verfolgen konnte. Auffallend ist auf beiden Seiten die weit lateralwärts verschobene Lage des Harnleiters, doch scheint dies mit der dorso-ventralen Abflachung des Ursegmentes resp. der Ursegmentplatte in den kaudalen Partieen des Embryos und der damit verbundenen Vergrößerung des mediolateralen Durchmessers des Ursegmentes zusammenzuhängen, wenigstens beschreibt Salensky (1881) einen deutlichen Ursegmentstiel unter dem noch soliden primären Harnleiter bei Acipenser ruthenus.

Wir können aus diesen Angaben und den Ergebnissen der früheren Autoren nur den Schluß ziehen, daß die Entstehung des primären Harnleiters in loco aus dem Mesoderm sehr wahrscheinlich ist; ich habe aus diesem Grunde die Ausdehnung der Gesamtanlage über die ganze Leibeshöhle als möglich angegeben. Eine Beteiligung des Ektoderms an dem Ausbau des primären Harnleiters scheint vollständig ausgeschlossen.

Die Lichtung des primären Harnleiters trift anfangs diskontinuierlich auf; auch wieder ein Zeichen, daß dieser kontinuierlich erscheinende Endabschnitt des primären Harnleiters sich eventuell aus einzelnen Teilen (rudimentären Vornierenkanälchen) zusammengefügt hat. Später schiebt sich die Lichtung bei weiterem Wachstum kontinuierlich in kranio-kaudaler Richtung vor, der Durchbruch in die Kloake erfolgt bei Amia calva um die Zeit des Ausschlüpfens. Die Angaben anderer Autoren über Vereinigung der beiden primären Harnleiter an ihrem hinteren Ende und den selbständigen Durchbruch dieses unpaaren Ganges nach außen (Jungersen 1893/94, Dean 1897), unabhängig vom Darm, scheinen mir einer Nachprüfung zu bedürfen; die Entwickelung der Harnblase von Amia calva, welche weiter unten besprochen wird, läßt die Ergebnisse dieser Autoren sehr zweifelhaft erscheinen.

Die Vorniere unterliegt bei Amia und Lepidosteus (bei Acipenser ist mangels jugendlicher Stadien keine Angabe zu machen), bevor sie in einzelnen Teilen eine Weiterbildung erfährt, einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung. Bei Amia calva werden schließlich sämt-

liche angelegte Vornierenkanälchen bis auf eines abortiert; ob das einzige übrig bleibende Vornierenkanälchen dem ersten oder zweiten angelegten Vornierenkanälchen entspricht, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Diese Rückbildung zeigt sich schon in der ersten Anlage angedeutet, indem von den 8 Vornierenkanälchen des Embryos mit 15 bis 16 Ursegmentpaaren, wie wir oben erwähnt haben, nur 3 als deutliche Ausstülpung, 5 als solide Wucherung der Somatopleura angelegt wurden.

Filtratorischer Apparat.

Während die Vorniere noch in der Rückbildung begriffen ist, entwickelt sie eine innere Vornierenkammer; bei dieser Bildung verhalten sich Amia und Lepidosteus ganz verschieden. Ich beschreibe zunächst die Entwickelung der Vornierenkammer bei Amia calva. Mein jüngster Embryo, der im Besitz einer Vornierenkammer ist, er war 2 Tage, 18 Stunden nach abgelaufener Furchung fixiert, zeigt dieselbe bereits in voller Ausbildung. Fig. 80 giebt sie auf dem Querschnitt wieder, sie liegt beiderseits retroperitoneal über dem inneren Leibeshöhlenwinkel, auf der linken Seite steht sie durch das 1. Hauptkanälchen mit dem Sammelgang und durch das ganz kurze 1. Nephrostomalkanälchen mit dem Cölom in Verbindung, auf der rechten Seite ist sie in Zusammenhang mit dem 2. Hauptkanälchen geschnitten, welches den Sammelgang nicht mehr erreicht. Die Vornierenkammer erstreckt

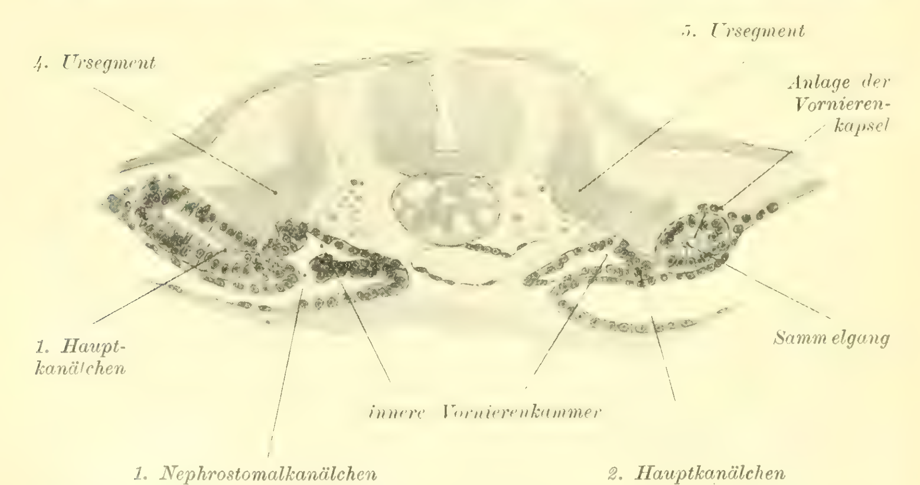


Fig. 80. Querschnitt eines Embryo von Amia calva 2 Tage 18 Stunden nach abgelaufener Furchung. Der Schnitt geht schief durch das Embryo, trifft rechts (linke Seite der Figur) das 4. und links das 5. Ursegment.

sich auf der linken Seite des Embryos vom 3., auf der rechten Seite vom 4. bis zum 7. Ursegment. Sie ist vollständig einheitlich, zeigt aber zwei Verengerungen, welche ich deswegen als letzte Ueberreste einer ehemals bestandenen Trennung deute, weil die so abgegrenzten drei Abteilungen der einheitlichen Vornierenkammer erstens mit 3 Hauptkanälchen in Zusammenhang stehen, von denen das vorderste voll, das 2. und 3. rudimentär entwickelt erscheinen, und zweitens, weil sich auch 2 Nephrostomalkanälchen vorfinden, das erste entsprechend

der 1., das letzte entsprechend der 3. Abteilung. Ziehen wir noch die erste Entwickelung der Vornierenkanälchen in Betracht, wo wir wenigstens die Anlagen von 3 inneren Vornierenkämmerchen nachweisen konnten, so ist wohl der Schluß erlaubt, daß diese einheitliche Vornierenkammer durch Zusammenfluß von wenigstens 3 Vornierenkämmerchen entstanden ist. In der ausgeschlüpften Amia besteht die Vorniere nur noch aus der Vornierenkammer, einem Hauptkanälchen und einem Nephrostomalkanälchen, welche beide in ihrer Lage den ehemals vordersten Vornierensegment entsprechen würden. Im weiteren Verlauf der Entwickelung kommt zu diesen Bestandteilen noch ein 2. Nephrostomalkanälchen hinzu, welches durch Verdickung und Wucherung des Cölomepithels entsteht und in das Hauptkanälchen durchbricht. Dieses 2. Nephrostomalkanälchen, welches bereits Jungersen (1894) gesehen hat, ist also ein sekundäres Nephrostomalkanälchen: es wird später durch Rückbildung des 1. Nephrostomalkanälchens zu dem einzigen bleibenden Nephrostomalkanälchen der Amiavorniere. Es schiebt sich im Laufe der Entwickelung allmählich immer weiter kaudal- und lateralwärts, so daß schließlich sein Leibeshöhlentrichter kaudal von der Vorniere in gleicher Höhe mit der A. mesenterica und ganz an die Kante zu liegen kommt, in welcher die dorsale Leibeshöhlenwand in die laterale übergeht.

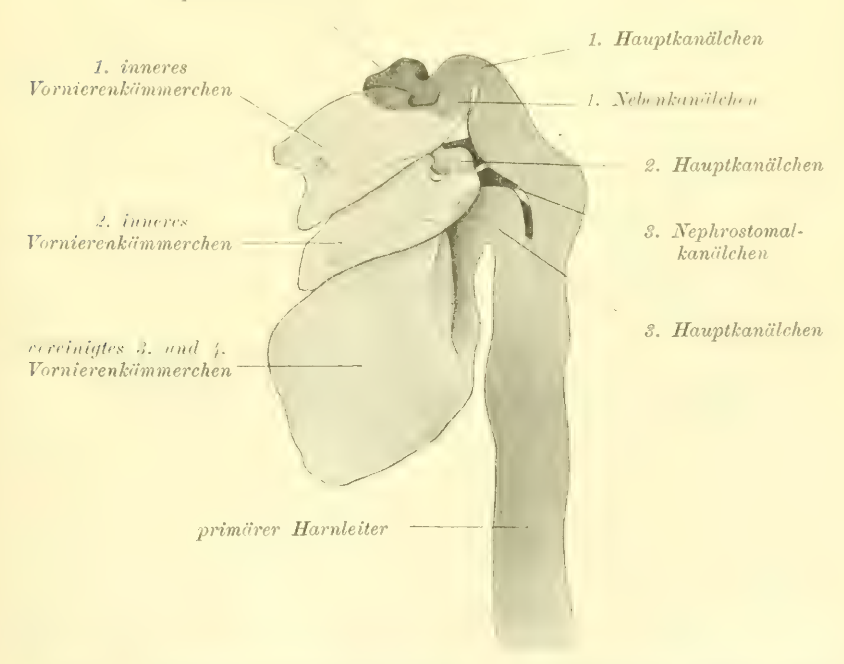


Fig. 81. Modell der Vorniere eines eben ausgeschlüpften Lepidosteus osseus. 2 Tage 1 Stunde nach erfolgter Befruchtung. Man sieht von der dorsalen Seite auf das Modell.

Die Vorniere von Lepidosteus zeigt lange nicht die hochgradige Rückbildung wie die von Amia. Nach Beard sollen von dem aus-

gedehnten Vornierenwulst die vorderen Abschnitte zu Grunde gehen. Die Vorniere des ausgeschlüpften Fisches, über die mir allein eigene Erfahrungen zu Gebote stehen, besteht aus 3—5 Vornierensegmenten, das Maximum habe ich nur einmal gefunden. Diese Verschiedenheit in der Zahl ist lediglich ein Zeichen der mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Rückbildung, welche um die Zeit des Ausschlüpfens einsetzt. Die Rückbildung geht in kaudo-kranialer Richtung vor sich, immer zeigen die am weitesten kaudal gelegenen Abschnitte auch die vorgeschrittenste Rückbildung, eine Thatsache übrigens, die wir bereits bei Amia calva konstatiert haben. Während die hinteren Abschnitte nicht mehr als Teile eines Vornierensegmentes zeigen, bestehen die 3 vorderen noch aus Hauptkanälchen, Nebenkanälchen, innerem Vornierenkämmerchen und Nephrostomalkanälchen, letzteres kann allerdings schon zuweilen fehlen (Fig. 81 das zweite). Sämtliche Hauptkanälchen münden in den primären Harnleiter, die vordersten 3 bleiben im jungen Fisch lange erhalten, ich konnte sie bei meinem ältesten Exemplar, am 11. Tage nach dem Ausschlüpfen eingelegt und von 1,9 cm Länge (Alkoholmessung), noch nachweisen. Die inneren Vornierenkämmerchen sind immer zu mindestens 3 vorhanden, können aber auch zu 4 oder 5 gefunden werden. Werden nur 3 Vornierenkämmerchen gefunden, so ist das 3. doppelt so groß als die beiden ersten (Fig. 81) und aus einer Verschmelzung des 3. und 4. Vornieren-

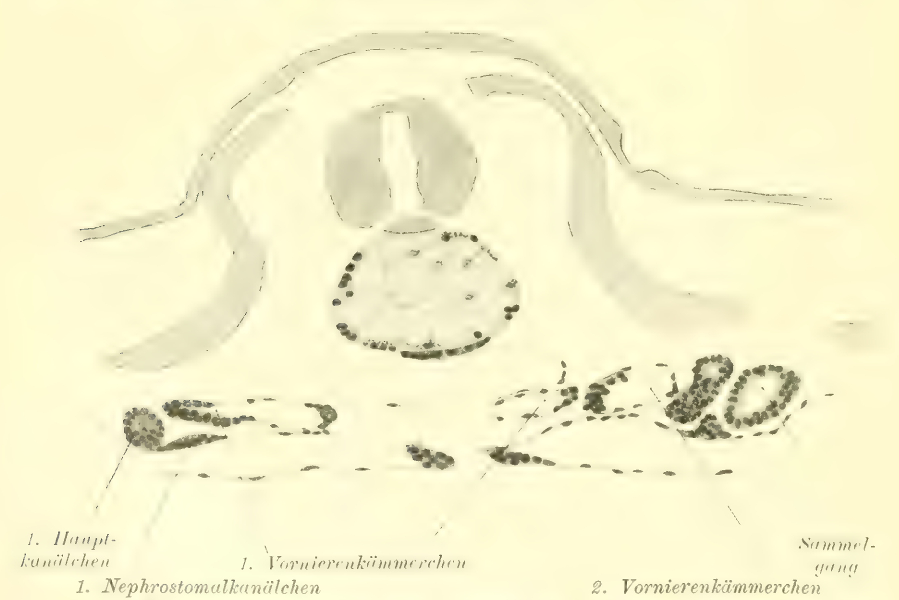


Fig. 82. Lepidosteus osseus, eben ausgeschlüpft, 2 Tage, 1 Stunde alt. Querschnitt in der Höhe der Vorniere. Der Schnitt geht auf der rechten Seite der Figur (linke Seite des Embryo) durch 1. und 2. Vornierenkämmerchen hindurch. An allen Vornierenkämmerchen beginnt die Entwickelung des sog. Glomerulus durch Wucherung der Epithelauskleidung. Vergr. 150 : 1.

kämmerchens hervorgegangen. Die einzelnen Vornierenkämmerchen decken sich gewöhnlich dachziegelförmig (Fig. 81), und zwar so, daß stets das vordere das hintere überdeckt. Auf dem Querschnitt (Fig. 82), welcher beide Vornierenkammern nebeneinander trifft, liegt die vordere

stets medial, die hintere stets lateral. Während die Verschmelzung der hinteren Vornierenkämmerchen zu einer Vornierenkammer sehr leicht nachzuweisen ist, ist die Verschmelzung der vordersten sehr schwer mit Sicherheit festzustellen. Ihre Verschmelzung fällt nämlich zusammen mit der Reduktion der Vornierenkammer, die mit einer derartigen Verkleinerung der Lichtung und Trennung in einzelne Abteilungen vor sich geht, daß die einzelnen Teilstücke oft nur minimale Spalträume sind, über deren Zusammenhang oder Nichtzusammenhang ein einwandfreies Urteil nicht zu fällen ist. Die Vornierenkammern waren bei einem $10^1/_2$ Tage alten Fisch noch erhalten, nach diesem Termin setzt ihre Rückbildung ein. Die Nephrostomalkanälchen werden sämtlich sehr früh rückgebildet, und an ihrer Stelle gelangen sekundäre zur Ausbildung, die dann bedeutend weiter lateralwärts in der Leibeshöhle beginnen und in das Hauptkanälchen münden. Ueber die specielle Rückbildung aller übrigen Abschnitte ist nichts bekannt.

Vornierenkapsel.

Die bindegewebige Vornierenkapsel entwickelt sich bei Amia und Lepidosteus von einer Falte aus, die sich lateral von dem Sammelgang aus der Somatopleura der Seitenplatte erhebt und die Vornieren allmählich in dorsomedialer Richtung überwächst (Fig. 80); eine Beteiligung des Ursegmentes an dem Aufbau der Vornierenkapsel konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Aeußere Vornierenkammer.

Endlich zeichnet sich noch Lepidosteus durch die Bildung eines äußeren Glomerulus und einer äußeren Vornierenkammer aus. Die äußere Vornierenkammer entsteht durch die sich allmählich vollziehende retroperitoneale Verlagerung des Oesophagus. Die Entfaltung der Vorniere, die Schlängelung und Erweiterung ihrer Kanäle und des primären Harnleiters führen zu einer Vergrößerung und damit zu einer Einsenkung des ganzen Organes in die Leibeshöhle; es entsteht eine ganz flache Vornierenfalte, welche zu beiden Seiten neben dem Oesophagus in die allgemeine Leibeshöhle vorspringt. Zwischen den Vornierenfalten und dem Oesophagus bleibt von der allgemeinen Leibeshöhle je ein spaltförmiger Abschnitt erhalten, in diesen münden sämtliche primären Nephrostomalkanälchen (Fig. 83). Ich will diesen Spaltraum gleich jetzt als äußere Vornierenkammer bezeichnen. Diese äußere Vornierenkammer kann verschieden lang angetroffen werden, bald nur entlang der vorderen Hälfte der Vorniere, bald entlang dem ganzen Organ. Bei Amia wird der Raum der äußeren Vornierenkammer genau so angelegt wie bei Lepidosteus, aber die Wände desselben legen sich in ganzer Ausdehnung aneinander, die beiderseitigen Epithelverkleidungen fusionieren und werden resorbiert, der Raum verschwindet spurlos. Bei diesem Prozeß der Aneinanderlagerung können anfangs Teile dieses dorsalen Leibeshöhlenabschnittes eine Zeitlang als kleine bläschenförmige Gebilde erhalten bleiben, werden aber später vollständig zum Verschwinden gebracht. Bei Lepidosteus dagegen bleibt der Spalt vollständig erhalten, ich habe ihn in Fig. 83 mit Anlage der äußeren Vornierenkammer bezeichnet. Dieser dorsale Leibeshöhlenabschnitt nimmt auf der linken Seite das erste Nephrostomalkanälchen auf, unmittelbar über ihm liegt das erste innere Vornierenkämmerchen. Soweit er vom Darm begrenzt wird, zeigt seine

epitheliale Auskleidung die übliche Abflachung des Epithels der Leibeshöhle; soweit er von der Vornierenfalte begrenzt wird, zeigt sein Epithel kubische bis Cylinderform und geht erst allmählich in das

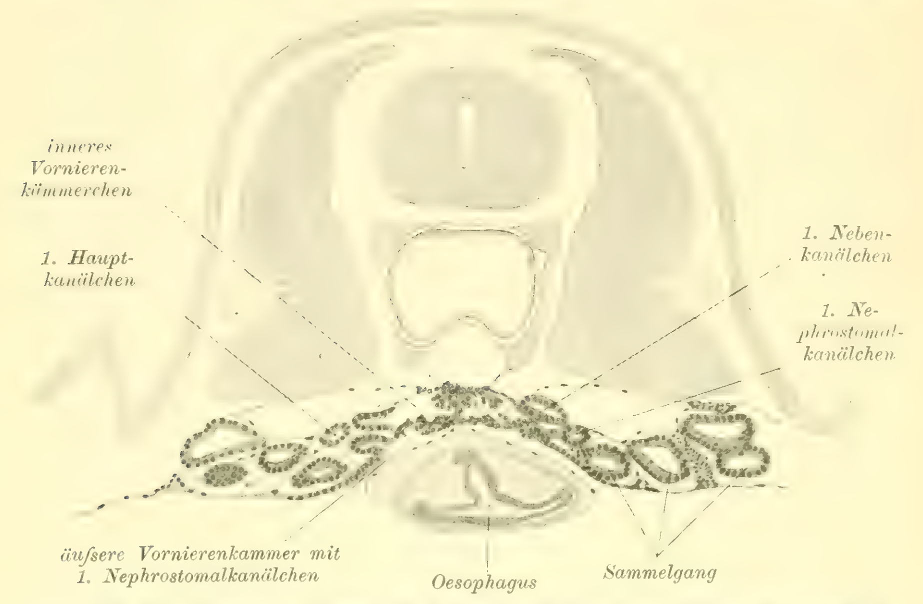


Fig. 83. Lepidosteus osseus, ca. 2 Tage nach dem Ausschlüpfen, 3 Tage, 22 1/2 Stunden alt, verkleinert nach einer bei 150facher Vergrößerung entworfenen Zeichnung. Querschnitt in der Höhe des ersten Vornierensegment zur Demonstration der Vornierenkammern und der Glomeruli.

flache Epithel der übrigen Leibeshöhle über (Fig. 83). Ehe wir die Entwickelung der äußeren Vornierenkammer weiter verfolgen, haben wir uns mit der Anlage der Glomeruli, sowohl des inneren, als des äußeren, zu beschäftigen. Das Epithel des inneren Vornierenkämmerchens beginnt, wie das Fig. 83 zeigt, auf seiner ventralen, medialen und der medialen Hälfte seiner dorsalen Wand zu wuchern, es dringen von diesen genannten Stellen kleine Epithelzapfen in die Lichtung des Vornierenkämmerchens ein. Diese Wucherungen sind bei Lepidosteus auf die eben genannten Stellen beschränkt, bei Amia können sie rings herum um die Vornierenkammer auftreten, selbst an der lateralen Wand dicht neben der Mündung des Nebenkanälchens. In diesen Wucherungen, die anfangs ganz solid sind und nur aus Epithelzellen bestehen, treten später Lichtungen auf, welche mit platten Zellen ausgekleidet werden und sich mit Blutkörperchen füllen. Für den größten Teil der so entstandenen Bluträume, auch der in die Leibeshöhle vorspringenden, läßt sich später eine Verbindung mit der Aorta nachweisen, daß es nicht für alle möglich war, liegt an der technischen Schwierigkeit, kleine, dicht gehäufte Spalträume durch mehrere Schnitte hindurch einwandfrei zu verfolgen. Durch die Verbindung der Spalträume mit der Aorta entsteht eine Art von Glomerulus, der bei Lepidosteus 2, bei Amia sämtliche Wände des Vornierenkämmerchens umgeben kann. Bei Amia bilden sich später die

Gefäßwucherungen der lateralen Wand und der lateralen Hälfte der dorsalen Wand wieder zurück, so daß der definitive Glomerulus die gleiche Form wie bei Lepidosteus aufweist. Immerhin ist festzustellen, daß bei Amia eine Entwickelungsstufe besteht, bei welcher das Vornierenkämmerchen scheinbar vollständig innerhalb des glomerulusartigen Gewebes liegt. Ich bin auf diese Verhältnisse so genau eingegangen, weil sie die Möglichkeit bieten, eine begründete Erklärung für den verwickelten Bau der Myxinoidenvorniere zu geben, wo auch Vornierenkämmerchen innerhalb des strittigen glomerulusartigen Gewebes liegen. Gleichzeitig mit dieser Glomerulusbildung im inneren Vornierenkämmerchen tritt eine ähnliche Bildung in demjenigen Teil der äußeren Vornierenkammer von Lepidosteus auf, welcher zwischen dem Leibeshöhlentrichter des Nephrostomalkanälchens und der Radix mesenterii liegt. Auch hier wieder Epithelwucherungen, innerhalb deren später Gefäßlichtungen auftreten, welche gleichfalls mit zwischen den Vornierenkämmerchen herabtretenden Aesten der Aorta in Verbindung treten. Aus diesen Gefäßen entsteht der äußere Glomerulus. Aeußerer Glomerulus und innerer Glomerulus liegen zum Teil dicht übereinander (Fig. 83) ihre Gefäßlichtungen bilden eine einheitliche Masse. Da, wo die äußere Vornierenkammer in die allgemeine Leibeshöhle übergeht, verschmelzen die beiden Epithelüberzüge miteinander und schließen die äußere Vornierenkammer von der

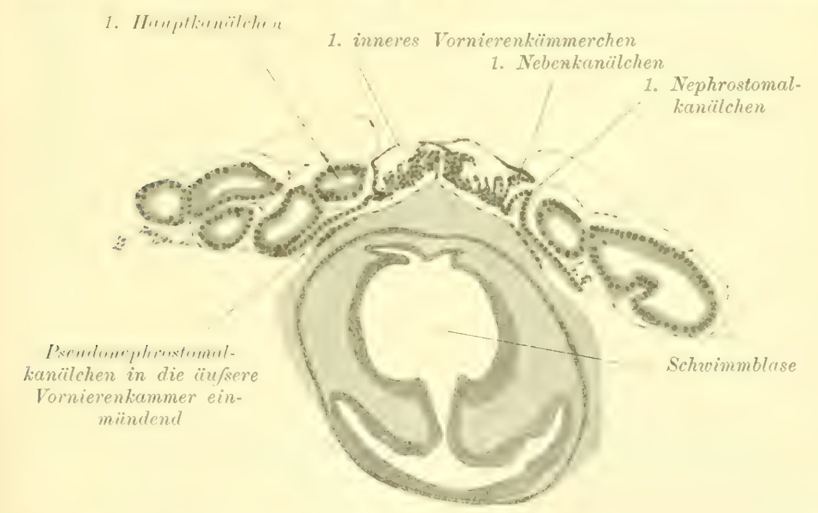


Fig. 84 Lepidosteus osseus, ca. $5\frac{1}{2}$ Tage nach dem Ausschlüpfen, 7 Tage, $9\frac{1}{2}$ Stunden alt. Verkleinert nach einer bei 150facher Vergrößerung entworfenen Zeichnung. Schnitt durch das 1. Vornierensegment zur Demonstration des Pseudonephrostomalkanälchens.

allgemeinen Leibeshöhle ab. Der Abschluß ist aber niemals ein vollständiger, an einer Stelle, und zwar genau entsprechend der Umgebung des Leibeshöhlentrichters des 1. Nephrostomalkanälchens, bleibt eine lange kanalartige Verbindung offen. Das Epithel dieser kanalartigen Verbindung, das an der lateralen Seite bereits erhöht war, wird jetzt ringsherum erhöht, und wir erhalten somit einen ziemlich langen Kanal, durch welchen die äußere Vornierenkammer mit der

allgemeinen Leibeshöhle kommuniziert, das Pseudonephrostomalkanälchen (Fig. 84). Später erhalten die Zellen dieses Kanales einen Wimperbesatz, dessen Härchen gegen die äußere Vornierenkammer gerichtet sind. Dorsal von der äußeren Vornierenkammer liegt nach wie vor das 1. innere Vornierenkämmerchen, dessen Nebenkanälchen in der rechten Seite der Fig. 84 der Länge nach getroffen ist. Das Nephrostomalkanälchen des 1. Vornierensegmentes mündet nach wie vor in die äußere Vornierenkammer und erscheint jetzt auf dem Querschnitt der Fig. 84 wie ein Nebenkanälchen der äußeren Vornierenkammer.

Innere und äußere Vornierenkammer sind zunächst vollständig voneinander abgeschlossen. Das zwischenliegende retroperitoneale Gewebe wird vollständig von den Gefäßschlingen der beiden Glomeruli verdrängt, und es bilden schließlich die Glomerulusbildungen an der ventralen Wand des inneren Vornierenkämmerchens und der äußere Glomerulus eine einheitliche Masse, wie das Fig. 84 zeigt. Später wird die Scheidewand zwischen innerer und äußerer Vornierenkammer, da, wo sie sich neben dem Abgang des 1. Hauptkanälchens ansetzt (die Stelle ist in der Fig. 84 durch zwei Sternchen bezeichnet), resorbiert, und 1. inneres Vornierenkämmerchen und äußere Vornierenkammer fließen zu einem gemeinsamen Hohlraum, der definitiven Vornierenkammer zusammen, in welche jetzt ein Teil der ehemaligen dorsalen Leibeshöhlenwand, auf beiden Seiten mit Anlagen für Glomerulusschlingen besetzt, hineinragt (Fig. 85 linke Seite). Dieses Zusammenfließen von innerer und äußerer Vornierenkammer beschränkt sich aber auf das 1. innere Vornierenkämmerchen, obgleich die äußere Vornierenkammer sich sehr häufig bis unter das 3. Vornierenkämmerchen erstreckt. Durch den Zusammenfluß der beiden Vornierenkammern entsteht das Bild der linken Seite der Fig. 85: wir sehen eine große Vornierenkammer, welche durch einen langen peritonealen Kanal, der gut mit einem echten Nephrostomalkanälchen verwechselt werden kann, mit der allgemeinen Leibeshöhle zusammenhängt und von der

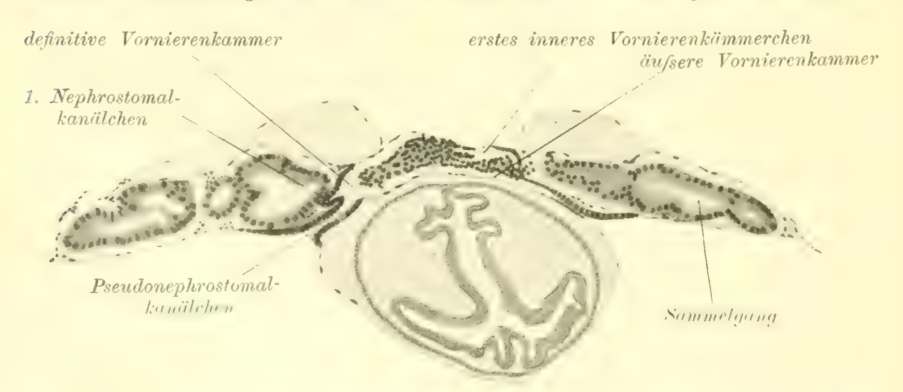


Fig. 85. Lepidosteus osseus, ca. 4½ Tage nach dem Ausschlüpfen, 6 Tage, 9 Stunden alt. Verkleinert nach einer bei 150facher Vergrößerung entworfenen Zeichnung. Querschnitt durch das erste Vornierensegment, zur Demonstration der definitiven Vornierenkammer. Auf der rechten Seite der Figur (linke Seite des Fisches) sind erstes äußeres Vornierenkämmerchen und äußere Vornierenkammer noch nicht ineinander durchgebrochen, auf der linken Seite ist der Durchbruch erfolgt und die definitive Vornierenkammer gebildet.

aus 2 Kanälchen zum Hauptkanälchen führen können, nämlich das ehemalige 1. Nebenkanälchen und das ehemalige 1. Nephrostomalkanälchen. Von den letzteren beiden Kanälchen kann das Nebenkanälchen rückgebildet werden, ebenso wie das 2. und 3., resp. 4. innere Vornierenkämmerchen verschwinden, und man erhält dann Verhältnisse, wie sie BALFOUR und PARKER (1882) bei Schilderung der Vorniere von Lepidosteus vorgelegen haben müssen: die definitive Vornierenkammer (aus äußerer Vornierenkammer und 1. innerem Vornierenkämmerchen zusammengesetzt) steht durch ein Vornierenkanälchen (ehemaliges 1. Nephrostomalkanälchen plus ehemaliges 1. Hauptkanälchen) mit dem Sammelgang und durch ein Nephrostomalkanälchen (Pseudonephrostomalkanälchen) mit der Leibeshöhle in Verbindung.

Die Vornierenkammer von Acipenser ist nur am ausgeschlüpften Fisch studiert worden. JUNGERSEN beschreibt an einem jungen Acipenser sturio, 6 Tage nach dem Ausschlüpfen, eine Vorniere mit 6 Vornierenkanälchen, von welchen eines, das vorderste, in die allgemeine Leibeshöhle mündet, die 5 übrigen sich in eine vollständig von der übrigen Leibeshöhle abgeschlossene Vornierenkammer öffnen. Die Vornierenkammer enthält einen an der Unterseite der Aorta angefügten Glomerulus, der sich hinten eine Strecke weit über die Grenze der Kammer fortsetzt; er erhält sein Blut durch kleine Zweige der Aorta und ist in viele kleinere und größere Lappen zerteilt. Diese Lappen teilen den einheitlichen Raum in unvollständig getrennte Kammern, in welche sich je ein Vornierenkanälchen öffnet. Ob diese Acipenservorniere einen ähnlichen Entwickelungsgang wie die Lepidosteusvorniere durchlaufen hat, ob ihre Vornierenkammer zunächst in einzelnen inneren Vornierenkämmerchen angelegt ist, welche erst später zu ihrer Bildung zusammenfließen, kann selbstverständlich nur die Entwickelung lehren, und da ist nichts bekannt.

Was die definitive Rückbildung der ganzen Vorniere anbetrifft, so liegen über dieselbe wenig Angaben vor. BALFOUR und PARKER (1982) finden bei jungen Lepidostei von 5,5 cm Länge noch eine Vorniere, welche keine Zeichen von Atrophie erkennen läßt, nur der primäre Harnleiter zeigt sich in seinem Verlauf auf der Strecke zwischen Vorniere und Urniere von lymphatischem Gewebe umhüllt. Ich selbst fand die Vorniere bei jungen Amiae von 4,5 cm Länge noch unverändert, im vollständig ausgewachsenen Tiere dagegen ist die Vorniere vollständig verschwunden (JUNGERSEN 1900).

8. Vorniere der Selachier.

Die Vorniere der Selachier zeigt selbst auf der Höhe ihrer Ausbildung einen rudimentären Charakter, was sowohl ihre Ausdehnung als die Differenzierung ihrer einzelnen Teile anbetrifft. Eine exkretorische Funktion scheint sie niemals auszuüben, einen filtratorischen Apparat überhaupt nicht zu besitzen, wenn auch Ansätze dazu zu beobachten sind. Dementsprechend gestaltet sich auch ihre Entwickelung.

Zeit des Auftretens.

Die erste Anlage einer Vorniere findet sich bei Embryonen von Torpedo mit 3 noch geschlossenen Visceraltaschen im Stadium J von BALFOUR (RÜCKERT 1888); bei Embryonen von Pristiurus mit 2

fertigen und einer eben auftretenden 3. Visceraltasche im Stadium H von BALFOUR (RÜCKERT 1888, VAN WIJHE 1889), welche 25 (RABL 1896) bis 27 (VAN WIJHE 1889) Ursegmentpaare besitzen; bei Embryonen von Acanthias mit ca. 37 Ursegmentpaaren (LAGUESSE 1891).

Ort der Anlage.

Die Gesamtanlage der Vorniere ist eine außerordentlich reduzierte; Gesamtanlage und specielle Drüsenanlage fallen zusammen, der primäre Harnleiter wird nach dem freien, vielleicht auch ektodermalen Typus angelegt. Wie bei allen rudimentären Organen schwankt die Ausdehnung der Drüsenanlage nicht bloß innerhalb der einzelnen Familien, sondern auch in den verschiedenen Individuen der gleichen Art, ja auf den beiden Seiten desselben Tieres. Im allgemeinen gilt, daß die Rajiden längere Vornierendrüsen besitzen als die Squaliden. Die Vornierenanlage von Acanthias reicht vom 7.—10. Ursegment; die von Pristiurus nach RABL (1896) gleichfalls vom 7.—10. RÜCKERT (1888) spricht bei Pristiurus von einer Ausdehnung der Vornierenanlage über 5, VAN WIJHE (1889) über 3 Ursegmente, letzteres giebt RABL (1896) als Ausnahme zu. Auf diese verschiedenen Befunde zuverlässiger Autoren gründet sich die berechtigte Ansicht, daß die Vorniere von Pristiurus früher eine größere Längsentfaltung besaß. Für diese Deutung sprechen auch zwei weitere Thatsachen, erstens die Beobachtung VAN WIJHE's (1889), daß die segmentalen Bläschen, deren Anlage der eigentlichen Vornierenentwickelung vorausgeht, sich nicht bloß auf die Vornierenregion beschränken, sondern, kaudalwärts allerdings allmählich verschwindend, in den 14 ersten Ursegmenten zu finden sind, zweitens die Mitteilung RABL's (1896), daß die Vornierenarterien, welche in engster Beziehung, wie ich weiter unten auseinandersetzen muß, zu den Vornierenkanälchen stehen, in einem Falle noch in 2 Segmenten kaudal von der Vorniere vorkamen.

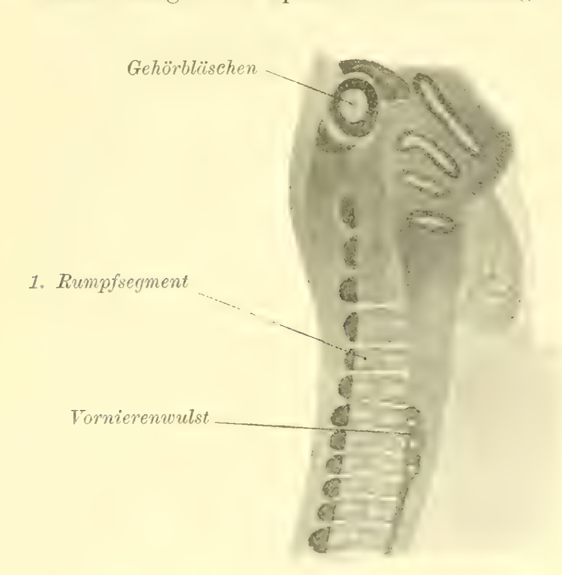


Fig. 86. Teil eines Pristiurusembryo mit 48 Ursegmentpaaren. Lage des Vornierenwulstes im ganzen Embryo. Nach VAN WIJHE (1889). Vergr. 45 : 1.

Die Vornierenanlage von Scyllium catulus ist nach RÜCKERT (1888) wahrscheinlich 5 Segmente, nach VAN WIJHE (1889) nur 3 Segmente lang. Bei den Rajiden dagegen finden wir bei Raja clavata eine Ausdehnung der Vorniere über 5 Segmente (VAN WIJHE 1889), bei Torpedo eine solche über 7 Segmente (RÜCKERT 1888) und bei Raja alba sogar

eine solche über 8 Segmente (RABL 1896). Als vorderstes Vornierensegment wird für Torpedo das 6. oder 7. Rumpfsegment (RÜCKERT 1888), für Pristiurus (VAN WIJHE 1889, RABL 1896) und für Acanthias (LAGUESSE 1891) das 7. Rumpfsegment angegeben. In Fig. 86 ist die Vorniere in die Totalansicht eines Pristiurusembryo mit 48 Ursegmentpaaren eingetragen.

Art der Anlage.

Die Vorniere entwickelt sich vor Ausbildung eines Ursegmentstieles, aber aus dessen Zellenmaterial, dem ventrolateralen Abschnitt

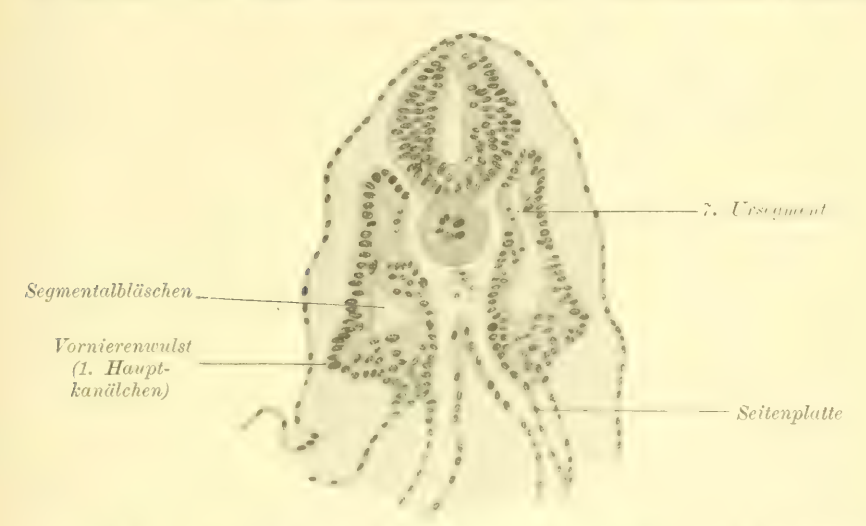


Fig. 87. Querschnitt eines Pristiurusembryo in der Mitte des 7. Ursegmentes. Der Schnitt geht durch die Anlage des 1. Vornierenkanälchens. Unter derselben das Segmentalbläschen (rudimentäres inneres Vornierenkämmerchen). Nach VAN WIJHE (1889). Vergr. 150:1.

des Ursegmentes. Der eigentlichen Vornierenbildung geht, wenigstens bei Pristiurus (VAN WIJHE 1889), eine bläschenförmige Erweiterung (Fig. 87) des ventralen Ursegmentabschnittes voraus (Segmentalbläschen, VAN WIJHE 1889). Diese Segmentalbläschen erscheinen bereits im Stadium F von BALFOUR,

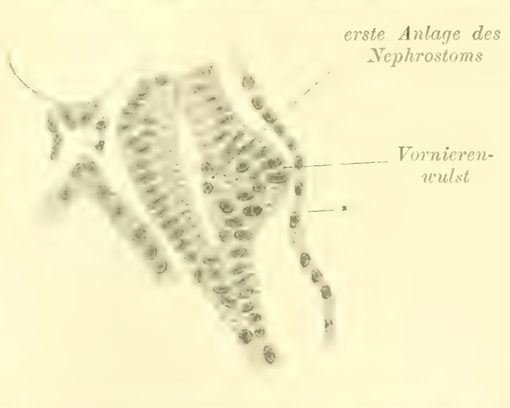


Fig. 88. Schnitt durch die Mitte des Vornierenwulstes eines Pristiurusembryo mit 26 bis 27 Ursegmentpaaren. Die ventrale Grenze des Ursegmentes ist durch einen Strich mit einem Sternchen angegeben. Nach RABL (1896). Vergr. 280:1.

im Stadium H (Embryo mit 27 Ursegmentpaaren), in welchem die Vornierenanlage auftritt, sind sie in den letzten 3 Kopfsegmenten und

den 10 vordersten Rumpfsegmenten vorhanden, bei Embryonen mit 31 Ursegmentpaaren sind sie weiter ausgebildet, aber schon bei Embryonen mit 35 Ursegmentpaaren fast vollständig verschwunden (van Wijhe 1889). Der Gedanke liegt nahe, diese Segmentalbläschen van Wijhe's als früh auftretende innere Vornierenkämmerchen zu betrachten, ihre Lage in den lateralen Abschnitten des primären Ursegmentes würde ganz dafür sprechen.

Die Vornierenanlage selbst besteht in einer Reihe einander unmittelbar folgender Verdickungen der Somatopleura des ventralen Ursegmentabschnittes (Fig. 87 u. 88), welche gegen das Ektoderm gerichtet sind, dasselbe berühren, aber nicht mit ihm verschmelzen (van Wijhe 1889, Rabl 1896). Die Angaben Rückert's (1888), welche von Boveri (1892) an Rückert's Präparaten bestätigt wurden, daß sowohl bei Pristiurus als auch bei Torpedo die Vorniere in innige Verbindung mit dem Ektoderm tritt und von diesem Keimblatt Zellenmaterial empfängt, hat sich nicht bestätigt. Jede Verdickung stellt die Anlage eines Hauptkanälchens dar; da die einzelnen Ursegmente unmittelbar aufeinander folgen und durch keinen irgendwie in Betracht kommenden Zwischenraum voneinander getrennt sind, so bilden die Vorwölbungen der einzelnen Segmente einen kontinuierlichen Wulst, den Vornierenwulst („solid cell-knob", Balfour 1878), aus dem sich die einzelnen Kanälchenanlagen nur durch die Kernstellung und eine Reihe kleiner trichterförmiger Aussackungen der Leibeshöhle an der Basis des Wulstes erkennen lassen (Rabl 1896). Die trichterförmigen Aussackungen sind die ersten Anlagen der späteren Nephrostome (Fig. 88).

Die Zahl der Vornierenkanälchen entspricht wohl fast immer der Zahl der Segmente, über welche sich die Vorniere erstreckt, in jedem Segment findet sich gewöhnlich nur eine Anlage. Ein Vorkommen von mehr Kanälchen als es der Ausdehnung des Vornierenwulstes entsprechen würde, kann auf eine frühzeitig einsetzende Rückbildung und die durch dieselbe bewirkte Zusammenschiebung der ganzen Vorniere zurückgeführt werden. Die einzelnen Kanälchen werden nicht

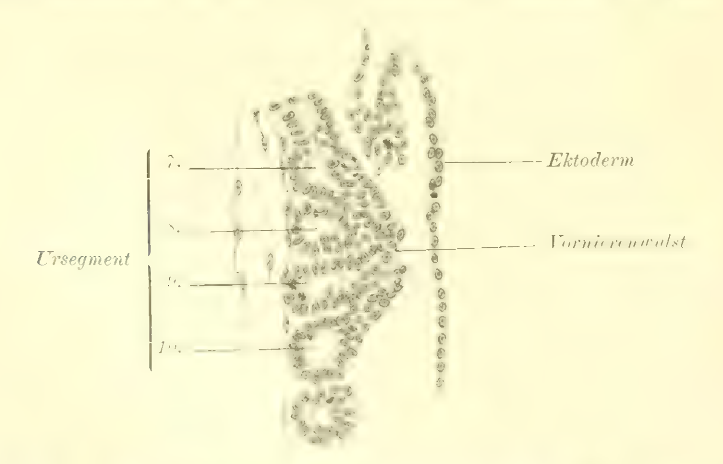


Fig. 89. Horizontalschnitt eines Pristurusembryo mit 33 Ursegmentpaaren. Der Schnitt geht durch sämtliche (4) den Vornierenwulst bildenden Hauptkanälchen. Nach Rabl (1896). Vergr. 140 : 1.

gleichzeitig angelegt, kommen aber in sehr kurzer Zeit nacheinander zur Entwickelung. Bei einem Pristiurusembryo von 25 Ursegmentpaaren z. B. fand VAN WIJHE (1889) noch keine Spur einer Vornierenanlage, RABL (1896) eine solche über 3 Segmente, bei einem Embryo des gleichen Tieres mit 26—27 Ursegmentpaaren hatte die Vorniere schon ihre definitive Länge von 4 Segmenten erreicht (RABL 1896). Die Ausbildung der einzelnen Vornierenkanälchen ist keine gleichmäßige. Stets stehen die am weitesten kranial oder kaudal gelegenen den mittleren an Mächtigkeit nach, daher kommt es auch, daß der Vornierenwulst eine mittlere breite Kuppe aufweist, die kranial- und kaudalwärts sanft abfällt. Auch die Richtung der einzelnen Kanälchenanlagen ist verschieden, das erste ist gewöhnlich kaudal, die mittleren lateral, das letzte kranial gerichtet (Fig. 89), doch kann auch das letzte lateral gerichtet sein (RABL 1896), ebenso wie VAN WIJHE (1889) das erste kranial gerichtet antraf.

Sammelgang.

Der Sammelgang wird bei Embryonen von Pristiurus mit 34—35 Ursegmentpaaren angelegt. Er stellt RABL (1896) einen auf dem Querschnitt sichelförmigen Strang dar (Fig. 90), welcher die Kuppen der



Fig. 90. Querschnitt eines Pristiurusembryo mit 34—35 Ursegmentpaaren. Der Schnitt geht durch das 2. Vornierensegment, der Sammelgang liegt dem Hauptkanälchen wie eine Sichel auf. Nach RABL (1896). Vergr. 280:1.

einzelnen Vornierenkanälchen untereinander verbindet (Fig. 91), und ist offenbar ein Produkt der Verwachsung der lateralen Enden der Vornierenkanälchen. Seine genaue Entwickelung ist noch nicht ganz klargelegt. Aus VAN WIJHE's (1889) Darstellung scheint hervorzugehen, daß der Sammelgang von Pristiurus von Anfang an mit dem Vornierenkanälchen zusammen aus dem Mesoderm angelegt wird und auch später noch mit dem peritonealen Epithel zusammenhängt oder wenigstens mit ihm in Berührung ist. Nach RABL (1896) kommt dem Sammelgang von Pristiurus eine viel größere Selbständigkeit zu, indem er sowohl kranial- wie kaudalwärts selbständig auswachsen kann (Fig. 91). Der Sammelgang braucht nicht immer alle Vornierenanlagen sofort zu vereinigen, es kann vorkommen, daß die vorletzte Vornierenanlage als primärer Harnleiter auswächst und die letzte Anlage erst später mit diesem verschmilzt.

Zur Bildung einer Lichtung in den Vornierenkanälchen kommt es erst, nachdem die Vorniere bereits den Höhepunkt ihrer Entwickelung überschritten hat und ihre vorderen Kanälchen zu atrophieren beginnen (Rabl 1896). Embryonen von Pristiurus mit 55 Ursegmentpaaren zeigen die Kanälchen hohl, den Sammelgang aber noch solid (van Wijhe 1889), Embryonen von Pristiurus mit 62 Ursegmentpaaren, etwas vor dem Stadium K von Balfour, zeigen die Vorniere in ihrer ganzen Ausdehnung hohl (Rabl 1896).

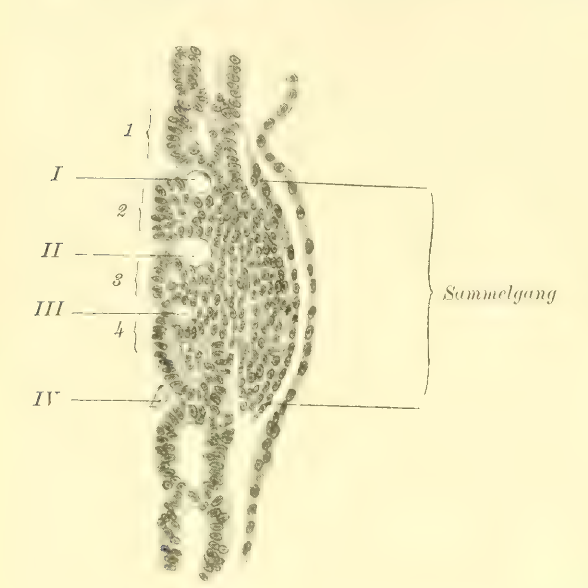


Fig. 91. Horizontalschnitt eines Pristiurusembryo mit 41—42 Ursegmentpaaren. Vornierenwulst und Sammelgang. Die Vornierenkanälchen sind mit arabischen, die Vornierenarterien mit römischen Ziffern bezeichnet. Nach Rabl (1896). Vergr. 140:1.

Freier Endabschnitt des primären Harnleiters.

Der primäre Harnleiter entsteht in unmittelbarem Anschluß an das hintere Ende des Sammelganges, dessen Fortsetzung er bildet. Seine Anlage beginnt bei Embryonen von Torpedo mit 4 noch geschlossenen Visceralspalten zu einer Zeit, wo der Vornierenwulst wohl seine volle Längenausdehnung, aber noch nicht die Höhe seiner Entwickelung erreicht hat (Rückert 1888). Bei Pristiurus erscheint der primäre Harnleiter gegen das Ende des Stadiums H Balfour's bei Embryonen mit 35 Ursegmentpaaren, und zwar zunächst nur auf einer Seite (van Wijhe 1889), Rabl (1896) findet ihn erst bei Embryonen mit 40 Ursegmentpaaren. Ueber seine Anlage und sein allmähliches Längenwachstum gehen die Meinungen diametral auseinander. van Wijhe (1886, 1887, 1888, 1889, 1898), Beard (1887), Haddon (1887), Rückert (1888), Laguesse (1891) lassen das hintere Ende des Sammelganges mit dem Ektoderm verschmelzen und von da ab durch Abschnürung auf Kosten dieses Keimblattes nach hinten weiterwachsen. Während Rückert und Laguesse den primären Harnleiter nur vom Ektoderm ableiten, hält van Wijhe die Beteiligung des Mesoderms, durch Nachschub von der Vorniere aus, nicht für ausgeschlossen, aber für unwahrscheinlich. Als beweisend für die Beteiligung des Ektoderms an dem Aufbau des Harnleiters führt van Wijhe (1889, 1898) eine Kernteilung an, welche so gestellt ist, daß die eine Tochterzelle dem Ektoderm, die andere der Spitze des Harnleiters angehört. Dagegen findet Rabl 1896 die Beweise von Rückert, van Wijhe und Laguesse nicht einwandfrei, er ist im Gegenteil zu der Ueberzeugung gekommen, daß eine Beteiligung des Ektoderms

an der Bildung des primären Harnleiters ausgeschlossen ist, sowohl im Beginn der Anlage als bei weiterem Wachstum derselben. Der primäre Harnleiter entsteht nach ihm lediglich durch Vermehrung der eigenen Elemente, wie das bereits von BALFOUR (1878) behauptet wurde. Die Kernteilungsfiguren am hinteren Ende des Sammelganges und, bei fortgeschrittenem Längenwachstum, im Harnleiter selbst sind zahlreich genug, die Verlängerung des Ganges zu erklären. Da sich die Kernteilungen über die ganze Länge des Ganges vorfinden, ist der Schluß erlaubt, daß das Wachstum gleichmäßig über die ganze Länge des Harnleiters vor sich geht. Solange der primäre Harnleiter wächst, läuft sein kaudales Ende in eine Spitze aus (Fig. 92), die sich an das Ektoderm anlegen kann, ohne mit ihm zu verwachsen. Die Anlagerung des Ganges an das Ektoderm begründet RABL mit dem Anlehnungsbedürfnis des langen, stabförmigen Gebildes an eines

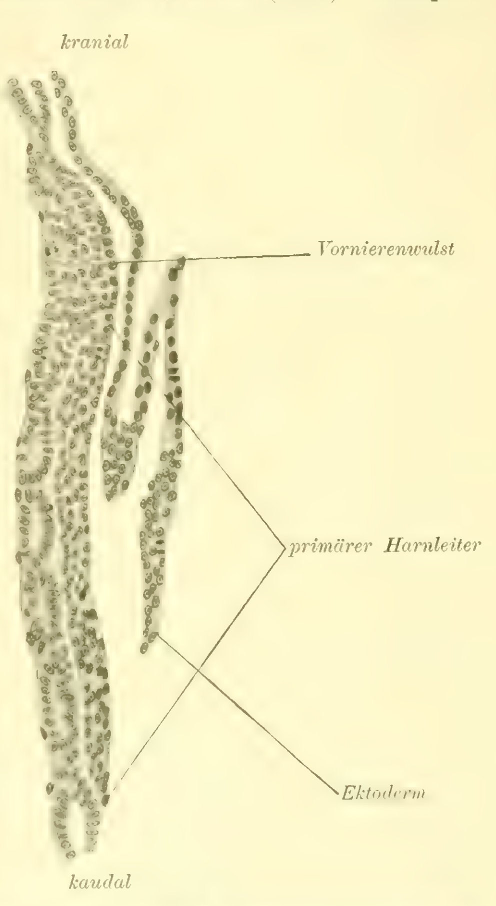


Fig. 92. Horizontalschnitt eines Pristiurusembryo mit 50 Ursegmentpaaren. Die Vorniere ist bereits in Rückbildung begriffen, der primäre Harnleiter ist an seinem Ende in eine Spitze ausgezogen, welche frei zwischen Ektoderm und Mesoderm liegt. Nach RABL (1896). Vergr. 140:1.

der Keimblätter und dem sicheren Halt, den das sich wenig verändernde Ektoderm gegenüber dem Mesoderm mit seinen starken Verschiebungen gewährt. So plausibel auf den ersten Blick die Begründung RABL's erscheint, kann mit ihr doch nicht die Anlagerung des primären Harnleiters an das Ektoderm erklärt werden, denn der primäre Harnleiter des Hühnchens legt sich unter den gleichen mechanischen Bedingungen *nicht* an das Ektoderm an. Einen zwischen beiden Ansichten, der ektodermalen und mesodermalen Entstehung, vermittelnden Standpunkt nimmt GREGORY (1892) ein, welche das Längenwachstum des Harnleiters aus zwei Quellen herleitet, einmal aus der Abschnürung vom Ektoderm, zweitens aus der Vermehrung der eigenen Elemente. Die endgültige Entscheidung in dieser Frage ist wegen der technischen Schwierigkeit gerade dieser Untersuchung zur Zeit noch nicht zu geben, doch scheint die RABL'sche Darstellung die bestbegründete zu sein, da sie sich auf Präparate von tadelloser Beschaffenheit stützt.

Ueber die allmähliche Längenzunahme des ausgewachsenen pri-

mären Harnleiters giebt die nachfolgende Tabelle Aufschluß, welche nach den Untersuchungen Rabl's (1896) an Pristiurusembryonen entworfen worden ist:

Alter des Embryos		Kaudales Ende des primären Harnleiters in der Höhe des
37—40	Ursegmentpaare	11. Ursegment
42	„	rechts 13./14., links 12./13. Ursegment
45—46	„	„ 14./15., „ 13./14. „
50—51	„	18. Ursegment
63	„	27. Ursegment
74	„	Höhe der Kloake
83—87	„	Verbindung mit Kloake

Aus dieser Uebersicht geht hervor, daß der primäre Harnleiter auf beiden Seiten desselben Tieres ungleich schnell wächst, und daß es gewöhnlich die linke Seite ist, welche zurückbleibt, eine Thatsache, welche auch Rückert (1888) für Torpedo bestätigt.

Die Lichtung des primären Harnleiters tritt nach Rabl (1896) frühestens bei Pristiurusembryonen mit 62 Ursegmentpaaren zwischen dem Stadium J und K (Balfour 1878) auf, sie findet sich im allgemeinen zuerst in den proximalen Abschnitten und entwickelt sich dann in rapider Weise kraniokaudalwärts weiter. Die Lichtung liegt nicht im Zentrum des Harnleiters, sondern ist nach außen verschoben, so daß die mediale Wand stets dicker als die laterale erscheint. Embryonen von ca. 83 Ursegmentpaaren zeigen den Harnleiter in ganzer Ausdehnung hohl. An seinem hinteren blinden Ende, das mit der Kloake in Berührung kommt, zeigt der primäre Harnleiter bei Embryonen zwischen 83 und 95 Ursegmentpaaren eine kolbenförmige Erweiterung, welche später verschwindet. Ich thue derselben nur deswegen Erwähnung, weil bei den Amnioten der Ureterbildung eine Erweiterung des primären Harnleiters an dieser Stelle vorausgeht.

Die Verbindung des kaudalen Endes des primären Harnleiters mit der dorsalen Kloakenwand wird verschieden angegeben. Rückert (1887) läßt den Harnleiter von Torpedo in der Höhe der Kloake sich vom Ektoderm loslösen und dann gegen die Kloake vorwachsen. van Wijhe (1889) dagegen leugnet ein Zuwachsen des Harnleiters auf die Kloake. Er hat bei Pristiurus niemals einen frei im Mesoderm endigenden Harnleiter gefunden, das kaudale Harnleiterende verbindet sich nach ihm gleichzeitig mit dem Ektoderm und der Kloake. Der Durchbruch des primären Harnleiters in die Kloake muß auffallend spät erfolgen, van Wijhe (1889) fand bei 30 mm langen Embryonen von Pristiurus den Harnleiter noch blind endigend; selbst wenn die Kloake schon geöffnet ist, steht der primäre Harnleiter nicht in Kommunikation mit ihr. Rabl (1896) findet sowohl bei einem männlichen als bei einem weiblichen Pristiurusembryo von 25,3 mm Länge die Enden der beiden primären Harnleiter dicht nebeneinander in einer von der dorsalen Kloakenwand herabreichenden Papille, aber ohne Ausmündung. Semper (1875) findet den primären Harnleiter bei einem Acanthiasembryo von 1,5 cm Gesamtlänge und mit sämtlichen Kiemenfalten noch nicht in Verbindung mit der Kloake. Ueber die genaue Zeit des Durchbruches habe ich keine bestimmten Angaben finden können, bei Scyllium canicula erfolgt er wahrscheinlich noch im Stadium O. Ueber die Teilung des primären Harnleiters in Urnierengang und Müller'schen Gang s. unter „Urniere“ und „Müller-scher Gang“.

Höchste Ausbildung.

Ein Stadium der höchsten Ausbildung der Vorniere existiert, streng genommen, überhaupt nicht. Die ganze Vorniere bleibt rudimentär, und es setzt bereits während der Ausbildung die Rückbildung ein, so erscheint, wie wir oben gelesen haben, die Lichtung in der Vorniere erst, wenn bereits die vordersten Kanälchen zu atrophieren beginnen. Bei Embryonen von Torpedo mit 4 noch geschlossenen Visceraltaschen erreicht der Vornierenwulst in Bezug auf seinen Längen- und Dickendurchmesser seine höchste Entwickelung, er erstreckt sich dann über 7 Ursegmente. Das bestentwickelte Vornierenkanälchen ist das 5. Bis zu ihm nehmen die vorderen Vornierenkanälchen an Länge zu, kaudal von ihm nehmen 6. und 7. Kanälchen rasch wieder ab (Rückert 1888). Den höchsten Grad der Entwickelung, was Längen- und Dickenausdehnung anbetrifft, erreicht der Vornierenwulst bei Pristiurusembryonen mit 40–45 Ursegmentpaaren (Rabl 1896). Wenn es auch zur Anlage rudimentärer innerer Vornierenkämmerchen kommt, so wird doch niemals dem Hauptkanälchen ein eigentliches Ergänzungskanälchen angeschlossen. Die Ablösung des sekundären Ursegmentes vom Ursegmentstiel, welche die Bildung eines eigentlichen Ergänzungskanälchens einleitet, tritt erst nach Beginn der Rückbildung der Hauptkanälchen ein, mit der Rückbildung gleichzeitig beginnt aber eine Ausweitung der Ursegmentstiele, welche zur Verstreichung derselben führt: Ergänzungskanälchen könnten also nur ganz kurze Zeit existieren.

Filtratorischer Apparat.

Da die Vorniere der Selachier wohl zu keiner Zeit der Entwickelung in Thätigkeit tritt, erhält sie auch niemals einen besonderen

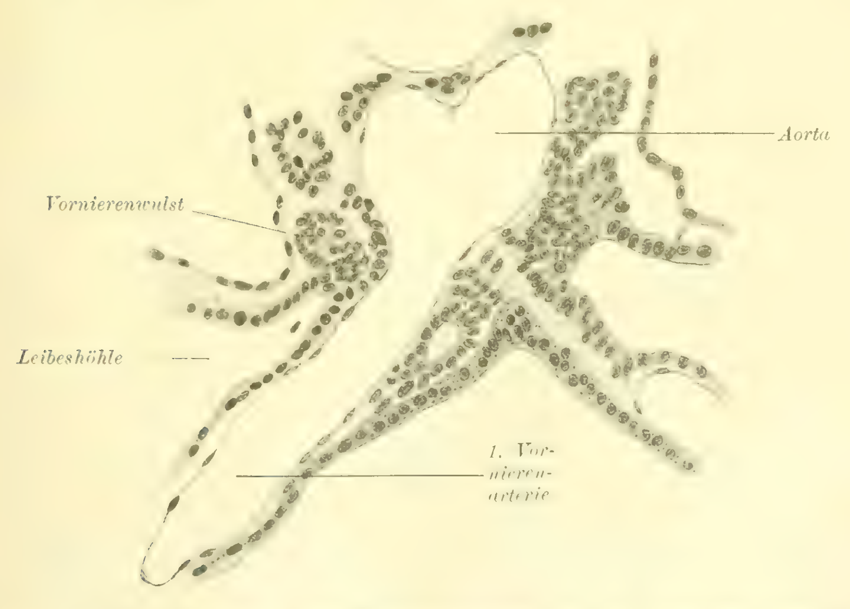


Fig. 93. Querschnitt eines Pristiurusembryo mit 55 Ursegmentpaaren. Der Schnitt geht durch die Wurzel der 1. Vornierenarterie hinter dem 1. Nephrostom durch. Nach Rabl (1896). Vergr. 280:1.

filtratorischen Apparat, weder eine ausgebildete Vornierenkammer, noch funktionsfähige Glomeruli; dagegen finden sich ganz vorübergehend Bildungen (Rückert 1888, van Wijhe 1889), welche man als rudimentäre Anlagen von Glomeruli und eine ganz unvollständige äußere Vornierenkammer deuten könnte. Ebenso muß für eine bestimmte Entwickelungsperiode in der Vornierengegend die Möglichkeit einer Filtration in die Leibeshöhle zugegeben werden. Von der Aorta gehen nämlich fast quer gerichtete Gefäße aus (Fig. 93), welche in dorsoventraler Richtung um den Darm herumlaufen und in die Vena subintestinalis einmünden. Diese Arterien, welche nach ihrem Entdecker Paul Mayer (1887) als P. Mayer'sche Darmgefäße benannt sind, bezeichne ich mit Rabl (1896) als Vornierenarterien, weil sie in unleugbarer Beziehung zur Vorniere stehen. Einmal finden sie sich nur in der Vornierengegend, und zwar unter der gegenüberliegenden Splanchnopleura (Fig. 93) immer kaudal von dem Nephrostom eines Vornierenkanälchens gelegen (Fig. 91), zweitens variiert ihre Zahl in den verschiedenen Selachierfamilien genau der Zahl der Vornierenkanälchen entsprechend, Pristiurus hat 4 Vornierenkanälchen und 4 Vornierenarterien, Torpedo 7 Vornierenkanälchen in der Anlage und 7 Vornierenarterien, drittens sind die einzelnen Vornierenarterien verschieden stark entwickelt, entsprechend der verschieden starken Ausbildung der Vornierenkanälchen, viertens verschmelzen die einzelnen Vornierenarterien untereinander synchron mit der Verschmelzung der Nephrostome der Vornierenkanälchen untereinander, und endlich fünftens zeigen die einzelnen Vornierenarterien (Torpedo, Rückert 1888) gegenüber den Vornierenostien eine deutliche Erweiterung. Gerade die letzte Beobachtung zwingt fast dazu, eine Filtration aus den Vornierenarterien in die Bauchhöhle anzunehmen, die ebenso lang wie die nur vorübergehende Erweiterung der ersteren besteht. Eine Veränderung des Epithels der Leibeshöhle im Bereiche der Vornierenarterien oder ihrer Erweiterung findet sich nirgends abgebildet oder erwähnt. Auffallend ist, daß die Vornierenarterien nur auf der rechten Seite des Embryos entwickelt werden und in der Ausbildung starken Schwankungen unterworfen

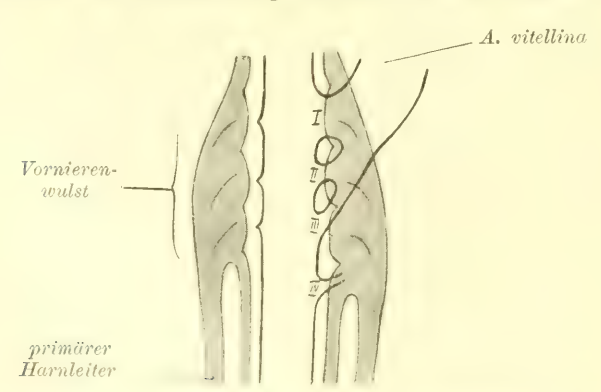


Fig. 94. Rekonstruktion der Vorniere und der Vornierenarterien eines Pristiurusembryo mit 50—51 Ursegmentpaaren. Auf der rechten Seite sind die drei ersten Vornierenarterien zur Bildung der Arteria vitellina zusammengetreten, ihnen entsprechen auf der linken Seite geringe Ausbuchtungen der Aortenwand. Die vierte rechte Vornierenarterie beteiligt sich nicht an der Bildung der Dotterarterie. Nach Rabl (1896).

sind (RABL 1896), an der linken Seite (RABL 1896) finden sich zwar entsprechende Ausbuchtungen der Aorta (Fig. 94 links), also erste Anlagen, aber ihre Entwickelung schreitet niemals fort und die Ausbuchtungen verschwinden wieder. Auch auf der rechten Seite tritt eine Rückbildung der Vornierenarterien ein, indem später nur noch eine Vornierenarterie, welche zur Dotterarterie wird, vorhanden ist. RABL (1896) läßt die eine Dotterarterie durch Verschmelzung der Vornierenarterie entstehen: an dem Verschmelzungsprozeß beteiligen sich immer die 2. und 3., variierend die 1. und letzte Vornierenarterie (Fig. 94 rechts). RÜCKERT (1888) und VAN WIJHE (1889) lassen die Vornierenarterien bis auf eine abortieren, die dann zur Dotterarterie wird.

Rückbildung der Vorniere.

Ich habe oben angegeben, daß die höchste Vornierenentwickelung, was Ausdehnung und Umfang des Vornierenwulstes anbetrifft, bei Pristiurus in einem Stadium mit 40—45 Ursegmentpaaren erreicht wird. In diesem Stadium ist aber die ganze Vornierenanlage noch solid, also punkto Lichtung noch nicht auf der Höhe der Entwickelung. Die Aushölung der Vorniere beginnt erst, wenn bereits eine Rückbildung in Ausdehnung der Vorniere und Ausbildung der Kanälchen eingesetzt hat. Die Vorniere der Selachier wiederholt damit eine charakteristische Erscheinung in der Entwickelung aller rudimentären Organe, daß die Entwickelung in einer Richtung noch weiterschreitet, während sie bereits in anderer in Rückbildung übergeht. Die Rückbildung der Vorniere besteht zunächst in einer Verkürzung ihres kraniokaudalen Durchmessers, wobei die rechte Seite offenbar, durch die aus den Vornierenarterien sich entwickelnde Dotterarterie beeinflußt, sich schneller zurückbildet als die linke. Die Rückbildung der Kanälchen geht bei allen Selachiern so weit, daß schließlich nur ein Kanälchen übrig bleibt, das mit einem Nephrostom in die Leibeshöhle mündet. Das eine Nephrostom entsteht bei Pristiurus nach VAN WIJHE (1889) und RABL (1891) sicher durch Verschmelzung der vorher vorhandenen 3—4, doch ist ein Verschluß eines oder des anderen Nephrostoms bei der großen Variabilität, welche während der Verschmelzung zu beobachten ist, nicht ausgeschlossen. Ob das schließlich übrig bleibende eine Kanälchen wie sein Nephrostom durch Verschmelzung aus den 3—4 Kanälchen entsteht oder durch Rückbildung aller bis auf eines, ist nicht sicher beobachtet, doch scheint es sich nur bei dem ersten und letzten Vornierenkanälchen um die Möglichkeit einer Rückbildung handeln zu können.

Die Verschmelzung der Nephrostome beginnt bei Pristiurusembryonen mit 62 Ursegmentpaaren und ist vollendet auf der rechten Seite frühestens bei Embryonen mit 78 Ursementpaaren, spätestens bei Embryonen von 17 mm Länge, auf der linken Seite frühestens bei Embryonen mit 94 Ursegmentpaaren, spätestens bei Embryonen von 19 mm Länge (RABL 1896). Der Verschmelzung der Nephrostome folgt eine Lageverschiebung (RABL 1896). Anfangs ist dieselbe eine passive; indem die Leibeshöhle durch allmähliche Erweiterung den Ursegmentstiel zum Verstreichen bringt, nimmt sie schließlich das übrig bleibende oder die vereinigten Nephrostome auf. Später ist die Verschiebung des einzigen Nephrostoms eine aktive, indem es aus seiner ursprünglichen Lage direkt dorsal vom Darm erst lateralwärts

wandert (Pristiurusembryonen von 22,5 mm Länge), um schließlich ganz an die ventrale Seite des Darmes zu gelangen (Embryonen von 25,3 mm Länge) und mit dem der anderen Seite zu verschmelzen (Embryonen von 30—31 mm Länge, Rabl 1896). Ganz anders als bei Pristiurus spielen sich die Rückbildungsvorgänge bei Torpedo nach Rückert (1888) ab. Die Vornierenanlage dieses Rajiden muß in einen kranialen und einen kaudalen Abschnitt getrennt werden. Der kraniale Abschnitt wird gänzlich zurückgebildet, indem der Prozeß, welcher bei Pristiurus zum Verstreichen der Ursegmentstiele führt, hier weiter fortschreitet und auch die Hauptkanälchen zum Verschwinden bringt. Es bleibt somit nur ein distaler Teil vorhanden, welcher den 3 kaudalen Vornierenkanälchen entspricht und eine Vorniere mit 3 Nephrostomen und 3 Vornierenkanälchen liefert. Dann schnüren sich die 2 hinteren Vornierenkanälchen von ihren Nephrostomen ab, und diese veröden, so daß schließlich nur noch ein Nephrostom, wahrscheinlich das ursprünglich 5., übrig bleibt und zeitlebens persistiert.

Ueber die weiteren Schicksale der rückgebildeten Vorniere ist im Kapitel „Müller'scher Gang“ nachzulesen.

9. Vorniere der Petromyzonten.

Das Exkretionssystem der Petromyzonten schließt sich sehr nahe an das der Amphibien an und steht diesem so viel näher als dem Exkretionssystem der Myxinoiden, daß sich für unser Kapitel die Auflösung der Klasse der Cyclostomen in ihre beiden Unterabteilungen und Einreihung derselben an verschiedener Stelle rechtfertigt.

Die Vorniere der Petromyzonten kommt zur Funktion, sie wird abgelöst von der Urniere, dem bleibenden Harnorgan.

Mutterboden.

Der Mutterboden der Vorniere wird auch hier von den Ursegmentstielen geliefert, welche bei einem Embryo mit vielleicht 16 Ursegmentpaaren folgende Verhältnisse zeigen (Fig. 95). Jedes primäre Ursegment läßt einen medialen und einen lateralen Abschnitt erkennen. Die Abgrenzung beider erfolgt einmal durch seichte Furchen, eine kraniale und eine kaudale, und zweitens durch die radiäre Anordnung der Zellen um eine in jedem Abschnitt gesondert auftretende Lichtung. Die mediale Abteilung ist das sekundäre Ursegment, die laterale der hier besonders mächtig entwickelte Ursegmentstiel. Lateralwärts geht der Ursegmentstiel ohne Grenze in die noch völlig solide und aus unregelmäßig geformten Zellen zusammengesetzte Seitenplatte über. Während die Lichtung des sekundären Ursegmentes eng bleibt, erweitert sie sich im Ursegmentstiel und wölbt dessen Somatopleura ein Geringes ektodermwärts vor (Fig. 96), der Ursegmentstiel wird dadurch zu einem Bläschen umgewandelt. Nach unserer Nomenklatur wäre das Bläschen ein rudimentäres inneres Vornierenkämmerchen, seine Verbindung mit der Seitenplatte ein primäres Nephrostomalkanälchen, vorausgesetzt allerdings, daß es in dem betreffenden Segment zur Bildung eines Hauptkanälchens kommt. Diese Bläschen bilden also die *Vorläufer* der Vornierenkanälchen, nicht, wie das Hatta (1900) annimmt, die Vornierenkanälchen selbst. Sie beginnen mit dem 4. Ursegment und reichen bei Embryonen mit 16 Ursegment-

paaren bis zum 14. oder 15. Ursegment, bei Embryonen mit 20 Ursegmentpaaren bis zum 17. Ursegment, bei älteren Embryonen noch

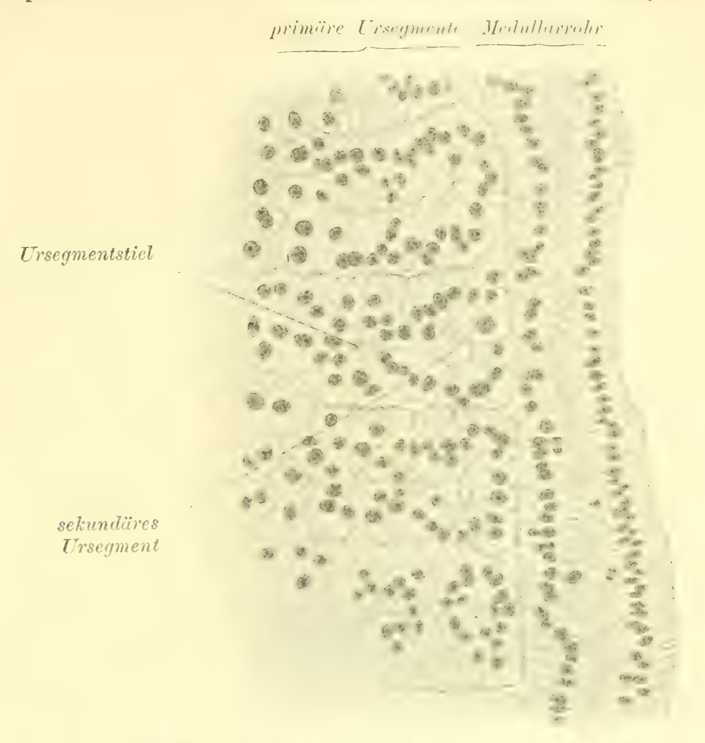


Fig. 95. Frontalschnitt eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. II). Nach WHEELER (1899). Die primären Ursegmente differenzieren sich in sekundäre Ursegmente und Ursegmentstiele.

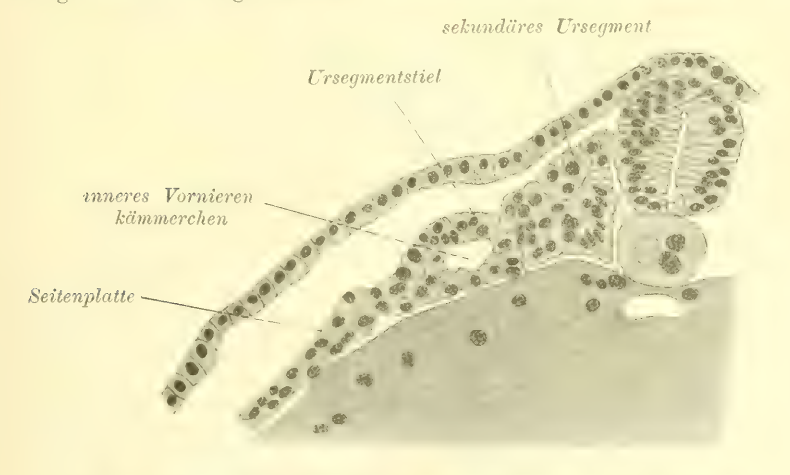


Fig. 96. Querschnitt eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. III). Nach WHEELER (1899). Der Schnitt geht durch das 8. metotische Ursegment. Im Ursegmentstiel ist eine weite bläschenförmige Lichtung aufgetreten, die Anlage eines inneren Vornierenkämmerchens.

weiter kaudalwärts; eine genaue Bestimmung macht hier der fast halbkreisförmig gebogene kaudale Teil des Embryos unmöglich (Hatta 1900).

Gegen Ende des Stadiums 2 Wheeler's (1899) (der Kopf ist nach abwärts stark hervorgewachsen, das Medullarrohr wird hohl, Hirn- und Spinalnerven erscheinen, ebenso Augen- und Ohrenanlage) und zu Beginn des Stadiums 3 Wheeler's (1899) (der bis zur Leberanlage reichende Vorderkörper krümmt sich hakenförmig vor dem noch kugeligen Hinterleib die Herzentwickelung beginnt) gliedern sich die Ursegmente, am 4. (Hatta 1900) beginnend, in kranio-kaudaler Richtung von den Ursegmentstielen ab. Gleichzeitig mit der Ablösung bilden sich an der Somatopleura der letzteren durch Verdickung und nachfolgende Ausstülpung (Fig. 97) die Hauptkanälchen der Vorniere. Mit ihrer Bildung setzt die Vornierenentwickelung ein, sie reicht über einen gewaltigen Zeitraum, denn sie beginnt am Ende des 6. Tages nach der Befruchtung (Petromyzon Planeri, Wheeler 1899) und erreicht ihre höchste Entwickelungsstufe erst bei jungen Ammocöten von 95 mm Länge.

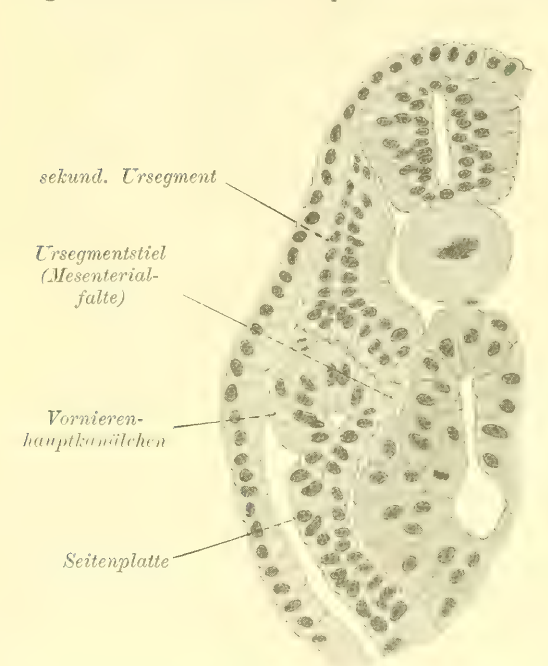


Fig. 97 Querschnitt eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. III). Nach Wheeler (1899). Anlage des Vornierenhauptkanälchens, Anlage der Mesenterialfalte.

Ort des Auftretens und Zahl der Kanälchen.

Die Gesamtanlage erstreckt sich vom 7. metotischen Ursegment entlang der ganzen Leibeshöhle, die spezielle Vornierenanlage beschränkt sich auf das 7. bis ca. 19. metotische Ursegment, der primäre Harnleiter legt sich nach dem mesodermalen Typus an. Die Zahl der nach einander zur Anlage kommenden Vornierenkanälchen ist wieder wegen der Krümmung der Embryonen nur ungenau zu bestimmen. Aus Wheeler's (1899) zuverlässigen Angaben glaube ich mit Sicherheit 13 Anlagen feststellen zu können. Zu diesen 13 sicheren Anlagen kommen erstens noch eine fragliche rudimentäre Anlage zwischen Kiemenregion und dem ersten Vornierenkanälchen (Wheeler 1899, Hatta 1900) und zweitens noch einige Kanälchen hinter der 13. Anlage, denn es besteht, wie wir weiter unten sehen werden, die nicht unbegründete Möglichkeit, daß hinter dem 13. Vornierenkanälchen noch weitere Anlagen, allerdings ganz rudimentäre, nachgewiesen werden

können. Das erste Vornierenkanälchen wird bei Petromyzon Planeri im 7. metotischen Ursegment angelegt, auch Rabl (1896) findet bei bereits entwickelter und teilweise in Rückbildung begriffener Vorniere von Petromyzon fluviatilis das erste Vornierenkanälchen im 7. Segment. Die übrigen liegen immer je eines in den folgenden Segmenten. Der Vornierenanlage entspricht äußerlich die Stelle, wo der Hals des Embryo die abgerundete Fläche des Dotters verläßt (Wheeler 1899). Die streng segmentale Anlage ist aber nur eine sehr kurze Zeit vorhanden, da frühzeitig eine Differenz im Längenwachstum zwischen Vorniere und Umgebung eintritt und zwar zu Ungunsten der Vorniere. Bereits im Stadium 4 Wheeler's (1899) (der Vorderkörper hat sich gerade gestreckt, der Hinterleib zieht sich allmählich cylindrisch aus und läßt den Schwanz hervortreten, das Maul wird angelegt, Intestinal- und Cirkulationssystem und die Kiemen werden vollendet) ist die scheinbare Verkürzung der Vorniere so stark, daß sie nur noch den Raum von 3 oder gar noch weniger Segmenten einnimmt (Wheeler 1899).

Art der Anlage.

Von den 13 mit Sicherheit zu konstatierenden Anlagen entwickeln sich nur die vordersten 5—6 durch eine fortschreitende Ausstülpung der Somatopleura des Ursegmentstieles (Fig. 97) zu wirklichen Kanälchen, die kaudalwärts folgenden Anlagen bleiben rudimentär. Die wirklichen Kanälchen zeigen von Anfang an Unterschiede im Längenwachstum, das erste ist das kürzeste, das 3. das längste; auch ihre Richtung ist verschieden, indem sie gegen die Mitte der Anlage konvergieren, so daß das erste kaudal, das letzte kranial zu laufen kommt, wäh-

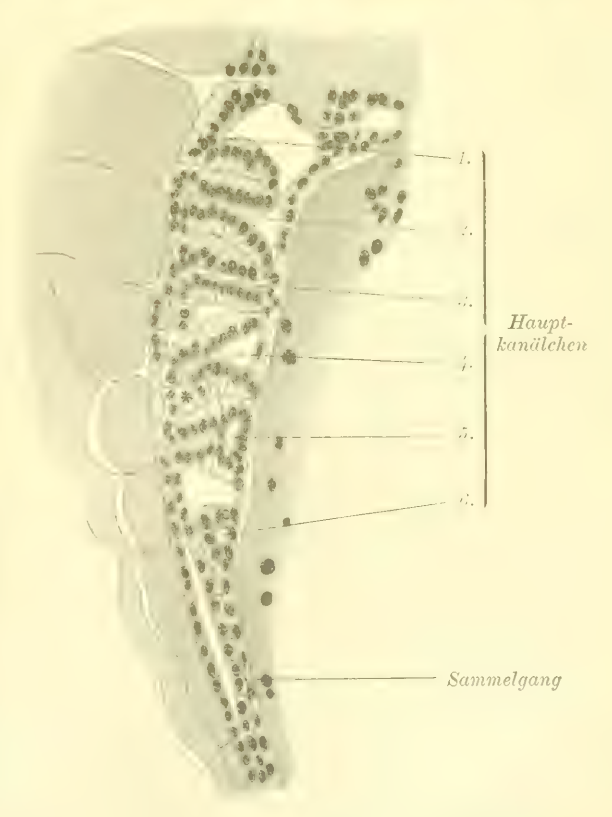


Fig. 98. Sagittalschnitt eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. III). Nach Wheeler (1899). Die Vorniere besteht aus 6 Vornierenkanälchen und dem Sammelgang. Auch der Abschnitt des Ausführungsganges, welcher kaudal vom 6. Vornierenkanälchen liegt, ist Sammelgang, da er durch Vereinigung von Vornierenkanälchen entstanden ist, welche in diesem Stadium schon zurückgebildet wurden. Die Vorniere findet sich im Bereiche von 6 Segmenten.

rend alle übrigen mehr oder weniger lateral gerichtet sind. Eine Lichtung ist in allen Kanälchenanlagen gleich von Anfang an vorhanden, selbst in den 7 rudimentären kaudal vom 12. oder 13. metotischen Ursegment.

Sammelgang.

Sämtliche 13 Anlagen vereinigen sich mit ihren blinden Enden frühzeitig zum Sammelgang. Kurz nach der Vereinigung bilden sich die rudimentären 7 kaudalen Anlagen zurück, so daß im Stadium 3 Wheeler's (1899) die Vorniere aus 6 Kanälchen besteht, welche den Raum von $5^1/_2$ Segmenten einnehmen, und aus dem Sammelgang, welcher sich über 7 Segmente erstreckt (Fig. 98). Eine Beteiligung des Ektoderms an dem Aufbau der Vornierenkanälchen ist nach den neueren Untersuchungen von Wheeler (1899) und Hatta (1900) ausgeschlossen. Die Ergänzungskanälchen, resp. die aus ihnen bereits angelegten inneren Vornierenkämmerchen und primären Nephrostomalkanälchen fließen während der Ausbildung der Vornierenhauptkanälchen durch eine von der allgemeinen Leibeshöhle ausgehende Erweiterung allmählich zusammen und persistieren als sogenannte Mesenterialfalte (s. weiter unten). Die definitiven Vornierenkanälchen bestehen also nur aus den Hauptkanälchen.

Primäre Harnleiter.

Der primäre Harnleiter entsteht im Anschluß an den Sammelgang. Er wird in situ aus dem Mesoderm der Seitenplatte resp. aus den in dieser enthaltenen Ursegmentstielen angelegt (Scott 1881, Shipley 1887, Goette 1890, Wheeler 1899, Hatta 1900), ein unabhängiges Wachstum mit oder ohne Beteiligung des Ektoderms erscheint vollständig ausgeschlossen, nur in der Höhe der Kloake hält Hatta (1900), dessen Angaben aber nicht unbedingt zuverlässig erscheinen, eine Beteiligung des Ektoderms für möglich. Ob sich in der Entstehung des primären Harnleiters eine metamere Anlage vorfindet, ist nach den Resultaten der Autoren wahrscheinlich, aber nicht mit Sicherheit nachzuweisen. In seinem kaudalsten Abschnitt scheint der primäre Harnleiter wie bei den Teleostiern durch einfache Abschnürung der medialen Ecke der Seitenplatte zu entstehen, wie ich aus den Figuren Hatta's (1900) schließe, und wie auch aus Goette's (1890) Angaben hervorzugehen scheint.

Verbindung mit Kloake.

Der Durchbruch des primären Harnleiters in die Kloake erfolgt bei Embryonen mit 34–35 Ursegmentpaaren (Hatta 1900). Die Mündungen beider primärer Harnleiter liegen zunächst getrennt in dem bereits offenen Enddarm, während der Mitteldarm noch keine Lichtung erworben hat. Die Vorniere wird also funktionsfähig, ehe der Darm in ganzer Ausdehnung wegsam ist (Petromyzon planeri, Scott 1881). Unmittelbar vor der Metamorphose vereinigen sich beide primäre Harnleiter zu einem kurzen Kanal, dann schnürt sich ein Teil der dorsalen Kloake ab und bildet einen Sinus urogenitalis, der eine eigene Oeffnung nach außen gewinnt (Ewart 1876). Das Weitere siehe unter Harnblasenentwickelung.

Die Weiterentwickelung der Vorniere.

Die Weiterentwickelung der Vorniere besteht in einer Rückbildung einzelner der zur Ausbildung gelangten und in einer weiteren Differenzierung der persistierenden Kanälchen. Die Rückbildung der Kanälchen beginnt bei Embryonen von 5—6,5 mm Länge (Petromyzon Planeri, WHEELER 1899). Zurückgebildet werden das 1., 6. und 2. Kanälchen; die Reihenfolge der Aufzählung giebt gleichzeitig die Reihenfolge, in welcher die Rückbildung erfolgt. Bei dem 1. und 6 Kanälchen wird zuerst das Kanälchen und dann das Nephrostom, bei dem 2. Kanälchen umgekehrt zuerst das Nephrostom und dann das Kanälchen zurückgebildet (Petromyzon [wahrscheinlich Planeri] HATTA 1900). Die Nephrostome des 1. und 6. Kanälchens können sehr lange persistieren, daher die verschiedenen Angaben der einzelnen Autoren über die Zahl der persistierenden Kanälchen.

Die persistierenden Kanälchen, 3., 4. und 5. unterliegen einem rapiden Längenwachstum, wobei nach HATTA (1900) die Kanälchen der rechten Seite manchmal weiter entwickelt sein sollen als die der linken.

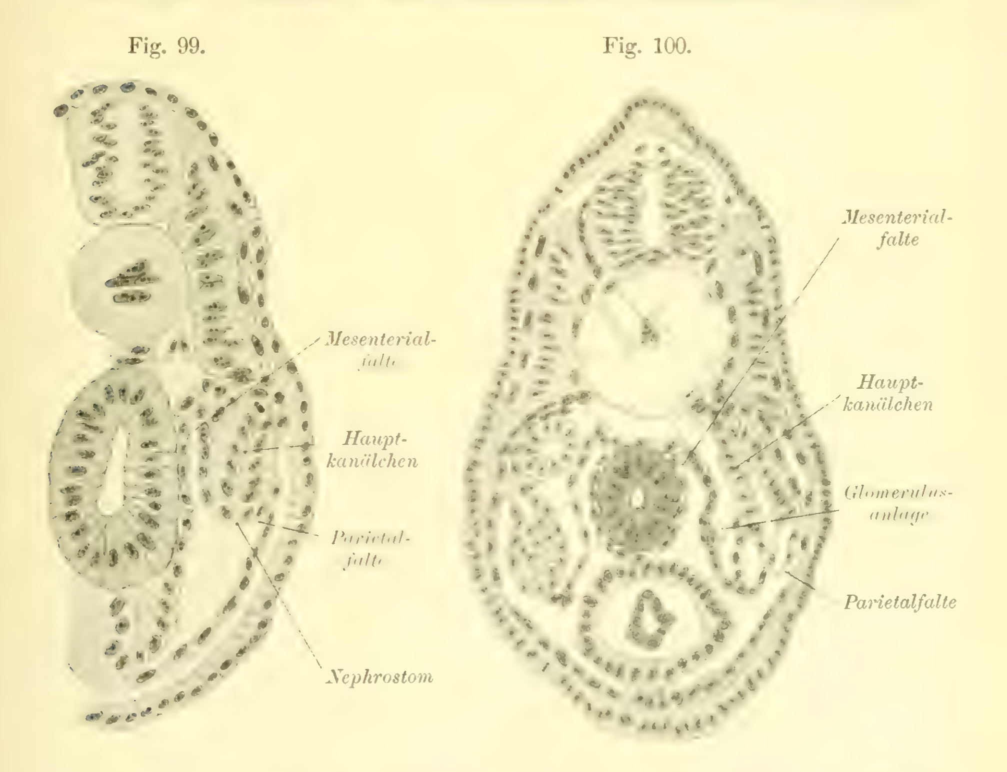


Fig. 99. Querschnitt eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. III). Nach WHEELER (1899). Das Vornierenkanälchen sinkt in die Leibeshöhle ein, die Mesenterialfalte ist deutlich ausgeprägt, die Parietalfalte eben in der Entstehung.

Fig. 100. Querschnitt eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. IV). Nach WHEELER (1899). Die Mesenterialfalte und die Parietalfalte sind voll entwickelt. Dadurch erscheint die Vornierenleiste deutlich ausgeprägt. Zwischen Vornierenkanälchen und lateraler Wand der Mesenterialfalte liegt ein wandungsloser Hohlraum, der mit einem ebenfalls wandungslosen Hohlraum ventral von der Chorda in Verbindung steht, Anlage des Glomerulus und der Aorta.

Da der retroperitoneale Raum nicht den genügenden Platz für die schnelle Längsentfaltung der Kanälchen bietet, wachsen einmal die Vornierenkanälchen ventralwärts in die unterdessen mehr entfaltete Leibeshöhle vor, zweitens schlängeln sie sich sehr stark und bilden voneinander getrennte Knäuel (W. Müller 1875, Fürbringer 1878, Goette 1890, Wheeler 1899, Hatta 1900). Man vergleiche in den Figuren 97, 99 und 100 die jeweilige Lage des Nephrostoms zum Darm und überzeuge sich von der allerdings nur geringen ventralen Verschiebung des ersteren. Mit der Einstülpung des Vornierenkanälchens in die Leibeshöhle geht aber eine dorsale Ausstülpung der letzteren Hand in Hand, so daß hier gleichzeitig zwei entgegengesetzt gerichtete Bewegungen einsetzen. Die Leibeshöhle schiebt sich zu beiden Seiten des Vornierenkanälchens empor und bildet so 2 Falten, die eine zwischen Darm- und Vornierenkanälchen, die Mesenterialfalte, die andere zwischen Vornierenkanälchen und Ektoderm, die Parietalfalte (Goette 1890), beide Bezeichnungen sind in die Figg. 97, 99 und 100 eingetragen worden. Die Mesenterialfalte entspricht wahrscheinlich dem ehemaligen Ursegmentstiel, ihr dorsal gerichtetes Wachstum ist ein geringes. In Fig. 97 liegt das blinde Ende des Ursegmentstieles in gleicher Höhe mit der Mitte der dorsalen Ausbuchtung der Darmlichtung. In Fig. 100 schiebt sich die Kuppe der Mesenterialfalte etwas dorsal über das Darmrohr hinweg. Die Parietalfalte dagegen wächst ganz außerordentlich in die Höhe. In Fig. 99 liegt sie noch in gleicher Höhe mit dem ventralen Rand der Darmlichtung, in Fig. 100 hat sie das Niveau des unteren Chordarandes erreicht. Daß die Mesenterialfalte nur dem entfalteten Ursegmentstiel entspricht, geht neben dem Vergleich der verschiedenen Entwickelungsstufen aus der Tatsache hervor, daß die Mesenterialfalte anfangs noch segmentiert (Hatta 1900). Die Einstülpung der Vornierenkanälchen und die Ausstülpung der Leibeshöhle haben die Bildung einer in die Bauchhöhle vorspringenden Leiste zur Folge, welche ich nach Goette (1890) als Vornierenleiste bezeichne.

Nicht bloß die Vornierenkanälchen, sondern auch der Sammelgang, und er am intensivsten, schlängeln sich. Die Schlängelung des Sammelganges ist so stark, daß er am kaudalen Ende der Vorniere einen eigenen Knäuel bildet, der anfangs von der übrigen Vorniere abgetrennt ist, sich später aber ihr unmittelbar anschließt (Fig. 101).

Wird durch die vielfache Schlängelung der Vornierenkanälchen und des Sammelganges die Vorniere bereits sehr voluminös, so wird der Gesamtdurchmesser noch dadurch vergrößert, daß sich zwischen den einzelnen Kanälchen zahlreiche venöse Gefäßräume entwickeln, die später mit der V. cardinalis ant. konfluieren. Während des Längenwachstums der Vornierenkanälchen treten bei Embryonen von 5—6,5 mm Länge in der Wandung der Nephrostome (Fig. 102) und der Kanälchen an den einzelnen Zellen Cilien auf, sie sind anfangs sehr kurz und werden später länger, jede Zelle besitzt eine Cilie, welche in der Richtung gegen den Sammelgang schlägt.

Die Massenzunahme der Vorniere ist eine ganz allmähliche, aber stetige, sie herrscht an während der ganzen Entwickelung im Ei und ist noch bei der Larve bis zum jungen Ammocöten von 95 mm Länge zu konstatieren (Wheeler 1899), erst bei diesen erreicht die Vorniere den Höhepunkt ihrer Entwickelung. Bei Ammocöten von 95 mm Länge ist die Urniere bereits gut entwickelt und in Thätigkeit: Vor-

niere und Urniere kommen also hier nebeneinander in funktionsfähigem Zustande vor.

Die Massenzunahme bringt auch die Vorniere in Beziehung zu dem Venensystem, schon bei Embryonen von 6,5 mm Länge (Fig. 102) beginnt die Vorniere sich in die V. cardinalis anterior einzustülpen, junge Larven von 22—26 mm Länge zeigen die Vornierenkanälchen ganz in diese Vene eingebettet, so daß nur noch die Nephrostome außerhalb des Venenumkreises liegen. Die Einstülpung erstreckt sich mit der Massenzunahme der Vorniere über immer größere Abschnitte der Venenwand, bei Larven von 7—7,25 mm Länge buchtet sich die Vorniere, namentlich ihr stark gewundener Sammelgang nicht bloß in die V. cardinalis anter., sondern auch in den Ductus Cuvieri ein (WHEELER 1899). Schließlich wird nicht bloß die Vorniere, sondern auch der primäre Harnleiter in einen Venensinus eingebettet (WHEELER 1899).

Durch die Einstülpung in die Vena cardinalis anterior steht die Vorniere der Petromyzonten im Gegensatz zu den Vornieren aller übrigen Kranioten, welche nur in Beziehung zu der Vena cardinalis post. treten (GOETTE 1890, WHEELER 1899).

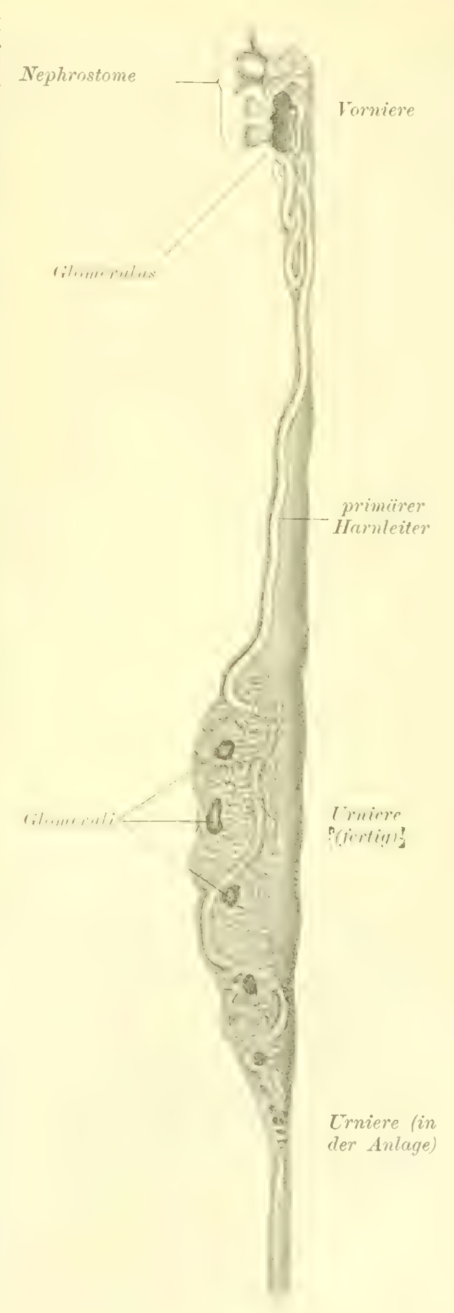


Fig. 101. Das Exkretionssystem eines Petromyzon fluviatilis, 22 mm lang, ist herauspräpariert und von der medialen Seite abgebildet. Nach WHEELER (1899). In der Figur ist nur ungefähr die Hälfte des primären Harnleiters dargestellt. Der Sammelgang kaudal der Vorniere ist stark gewunden. An der Vorniere sind 4 Nephrostome und ein gelappter Glomerulus vorhanden. Zwischen Vorniere und Urniere liegt eine große kanälchenfreie Strecke.

Filtratorischer Apparat.

Wir haben oben gesehen, daß die Vorniere schließlich in eine Leiste zu liegen kommt, welche die dorsale Leibeshöhle in zwei Abschnitte, Mesenterialfalte und Parietalfalte trennt (Fig. 100). Es wurde dort wahrscheinlich gemacht, daß das Coelomepithel auf der lateralen Seite der Mesenterialfalte von Elementen der Somatopleura geliefert wird, auf jeden Fall ist in der nächsten Umgebung des Nephrostoms sicher Somatopleura vorhanden. An dieser Stelle zwischen Vornierenkanälchen und dem Peritonealepithel der Vornierenleiste ererfolgt die Anlage des Glomerulus; der Glomerulus ist seinem Verhalten im ausgebildeten Zustand nach ein äußerer (Goette 1890, Wheeler 1899, Hatta 1900). Der erste Schritt zur Anlage des Glomerulus findet sich bei Petromyzon Planeri im Stadium 4 Wheeler's. Bei Petromyzon fluviatilis haben Embryonen von 4,25 mm Länge noch keinen Glomerulus, Embryonen von 7 mm Länge einen ausgebildeten (W. Müller 1875). Die erste Anlage besteht in einer sackförmigen Erweiterung (Fig. 100) des Raumes zwischen dem Epithel der Vornierenleiste und dem 2. bis 5. Vornierenkanälchen (Hatta 1900), der Raum besitzt keine eigenen Wandungen, sondern wird auf der einen Seite vom Cölomepithel, auf der anderen Seite von den Vornierenkanälchen und dem zwischen denselben ausgespannten Mesenchym begrenzt, dorsalwärts steht er mit dem Raum in Zusammenhang, in welchem später die Aorta, lateralwärts mit dem Raum, in welchem sich später die V. cardinalis anterior anlegt. Dadurch, daß sich das Cölomepithel der Vornierenleiste im weiteren Verlaufe der Entwickelung jedesmal in der Höhe eines Vornierenkanälchens an dasselbe eng anlegt, wird der bisher einheitliche Raum in drei Abteilungen zerlegt, eine zwischen 2. und 3., eine zwischen 3. und 4. und endlich eine zwischen 4. und 5. Vornierenkanälchen (Hatta 1900). Hatta hält diese Räume homolog den Darmgefäßen Paul Mayer's. Später werden die 1. und 3. Abteilung zurückgebildet und nur die mittlere bleibt erhalten, aus ihr entwickelt sich der Glomerulus (Hatta

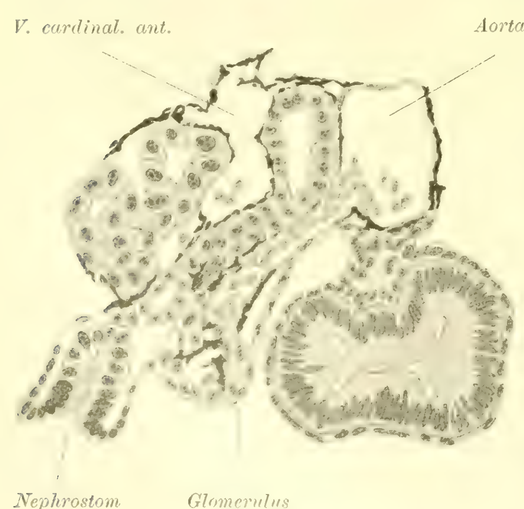


Fig. 102. Teil eines Querschnittes eines Embryos von Petromyzon Planeri (Stad. X). Nach Wheeler (1899). Das Nephrostom des Vornierenkanälchens ist mit Flimmerepithel ausgekleidet, das Kanälchen ist stark gewunden und infolgedessen mehrmals vom Schnitt getroffen. Der Glomerulus liegt dem Nephrostom dicht an und ist von erhöhtem Cölomepithel überkleidet.

1900), die Herkunft seiner Epithelwandung ist unbekannt. Bei 5 mm langen Embryonen hat sich der Glomerulus in die Leibeshöhle eingestülpt (Fig. 102), er liegt medial und etwas über dem Nephrostom. Wenn sich die Nephrostome während des Wachstumes der Vorniere

horizontal legen, so können sie in allen Richtungen liegen, sind aber selten dem Glomerulus zugewendet. WHEELER (1899) konnte bei den 5 mm langen Embryonen 4 Aortenäste nachweisen, von denen einer in der Fig. 102 gerade in den Schnitt gefallen ist, bei älteren bis zu 6 mm langen Embryonen reduziert sich die Zahl zunächst auf drei und bei Embryonen von 7 mm Länge auf einen zuführenden Aortenast, welcher kurz vor Abgang der A. mesenterica abgegeben wird (WHEELER 1899). Bei älterem Embryo sendet die vordere Kardinalvene Aeste zwischen die Schlingen der Vornierenkanälchen, welche sich mit den aus dem Glomerulus heraustretenden Gefäßen verbinden (WHEELER 1899). Der Glomerulus erscheint lappig (Fig. 101), auf Sagittalschnitten sind 4—5 Lappen zu erkennen. Bei Embryonen von 25 mm Länge ist der Glomerulus 0,13 mm lang und 0,08 mm breit, sein lappiger Bau ist deutlich, an der Basis erscheint er leicht eingeschnürt (W. MÜLLER 1875). Die Länge des Glomerulus nimmt mit dem Wachstum der Larve noch zu. Bei einer Larve von 65 mm Länge ist der Glomerulus 0,17 mm lang (W. MÜLLER 1875).

Es liegt nahe, den äußeren Glomerulus der Petromyzontenvorniere mit dem gleichen Gebilde der Amphibien zu vergleichen, und doch ist eine Homologisierung wegen der ganz verschiedenen Lage unmöglich. Der Glomerulus der Petromyzontenvorniere liegt innerhalb der Vorniere selbst, der Glomerulus der Amphibien gegenüber der Vornierenleiste; das Cölomepithel, welches den Amphibienglomerulus bedeckt, ist sicher Splanchnopleura, das Epithel über dem Petromyzontenglomerulus wahrscheinlich Somatopleura. GOETTE (1890), welcher bereits den Unterschied in der Lage der beiden Glomeruli hervorhebt, sucht ihn mit dem Hinweis zu beseitigen, daß das Gekröse der Petromyzonten ein sehr rudimentäres ist und daß deshalb der Glomerulus den Platz zu seiner Entfaltung auf der anderen Seite der Mesenterialfalte suchen muß. Die Erklärung ist aber kaum stichhaltig, da zur Zeit der Entwickelung des Glomerulus das Mesenterium der Amphibien weniger entwickelt ist als das der Petromyzonten.

Ich möchte auf eine andere Möglichkeit hinweisen, der Glomerulus der Petromyzontenvorniere ist ursprünglich gar kein äußerer. HATTA (1900) vergleicht ihn ja in seiner Anlage mit einem P. MAYER'schen Darmgefäß, und er liegt in der That zunächst retroperitoneal. Da er mit in die Vornierenleiste hineingestülpt wird und hier nicht denselben Raum zur Entfaltung findet, wie wenn er retroperitoneal liegen geblieben wäre, da er ferner nicht von einem Vornierenkämmerchen an seiner freien Bewegung gehindert wird, stülpt er sich sekundär in die Leibeshöhle vor und wird so nachträglich zu einem äußeren. Der Glomerulus der Amphibienvorniere und der der Petromyzontenvorniere wären nach dieser Erklärung zwei ganz verschiedene Bildungen.

Der dorsale Abschnitt der Leibeshöhle, welcher den äußeren Glomerulus der Petromyzontenvorniere enthält, kann vorübergehend abgeschnürt werden, es ist deswegen erlaubt, von einer rudimentären äußeren Vornierenkammer zu sprechen. So erwähnt GOETTE (1890), daß dicht unter dem vorderen und dicht unter dem hinteren Ende der sich anlegenden Vorniere ein vorübergehender Abschluß des dorsalen Leibeshöhlenabschnittes erfolgt, HATTA (1900) fügt dem hinzu, daß solche Verklebungen der beiden Peritonealblätter in drei übereinander liegenden Etagen vorkommen. Die am weitesten dorsal gelegenen Verklebungen reichen vom 2.—5. Nephrostom, die mittleren vom 3.—4. und endlich die ventralen gleich weit, wie die mittleren.

Rückbildung der Vorniere.

Die Rückbildung der Vorniere geht so vor sich, daß zuerst die Vornierenkanälchen verschwinden, dann der Sammelgang und dann die angrenzenden Abschnitte des primären Harnleiters, so daß dieser kranial von der Urniere blind endigt. Der Glomerulus kann rückgebildet werden, kann aber auch bestehen bleiben und wird noch in der Laichzeit bei dem geschlechtsreifen Tiere gefunden. Ebenso können die Nephrostome der zurückgebildeten Vornierenkanälchen bis zur Metamorphose des Ammocoetes zum Petromyzon erhalten bleiben (BUJOR 1891). Die ersten Rückbildungserscheinungen konstatiert WHEELER (1899) bei einem Ammocoetes von Petromyzon marinus von 17 cm Körperlänge. Auf der einen Seite waren alle Vornierenkanälchen geschwunden, der Glomerulus kaum noch zu erkennen, auf der anderen Seite waren noch Reste der Vorniere vorhanden. Bei einem Ammocoetes von Petromyzon Planeri von 18 cm Länge fand FÜRBRINGER (1878) außer dem Glomerulus und den Nephrostomen noch Reste von Vornierenkanälchen. Bei dem erwachsenen Petromyzon Planeri fand W. MÜLLER (1875) Vornierenkanälchen, Sammelgang und den kranialen Abschnitt des primären Harnleiters vollständig zurückgebildet, dagegen Nephrostome und Glomerulus erhalten.

10. Vorniere der Dipnoer.

Die Entwickelung der Vorniere der Dipnoer stimmt im wesentlichen mit der Entwickelung der Vorniere der Batrachier überein, ich stelle deswegen im Interesse der einheitlichen Darstellung die Dipnoervorniere zwischen die Vorniere der Petromyzonten und die Vorniere der Amphibien.

Die Dipnoer entwickeln eine funktionierende Vorniere und eine Urniere als bleibendes Harnorgan.

Die Entwickelung von Ceratodus gebe ich nach SEMON (1901), die von Lepidosiren nach KERR (1902) wieder.

Exkretorischer Apparat. Zeit und Ort der Anlage.

Die ersten Spuren der Vornierenanlage finden sich bei Ceratodusembryonen von 4 mm Länge und 23—24 metotischen Ursegmenten. Die Ausdehnung der Gesamtanlage ist nur für Lepidosiren mit Bestimmtheit anzugeben, für Ceratodus nicht. Bei Lepidosiren erstreckt sie sich über den ganzen Rumpf, indem die Vorniere und der primäre Harnleiter sich in ganzer Ausdehnung vom Mesoderm abspalten. Bei Ceratodus ist die Ausdehnung der Gesamtanlage deswegen ungewiß, weil SEMON die erste Entstehung des primären Harnleiters nicht mit Bestimmtheit angeben kann, er schreibt nur, daß der kraniale Abschnitt des Harnleiters, der sich unmittelbar der Vorniere anschließt, mit äußerster Wahrscheinlichkeit aus dem Mesoderm hervorgeht. Dagegen ist sowohl bei Lepidosiren als bei Ceratodus irgendwelche Anteilnahme des Ektoderms an der Gesamtanlage mit Bestimmtheit auszuschließen. Im Laufe der Entwickelung löst sich die Gesamtanlage der Vorniere in ganzer Ausdehnung vom Mesoderm bis auf den Teil in den zwei vordersten Segmente, aus welchem sich die specielle Vornierendrüsenanlage entwickelt, während der übrige Teil zum mesodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters wird.

Art der Anlage.

Die specielle Vorniere liegt bei Ceratodus im 5. und 6. metotischen Ursegment. Ihre erste Anlage stellt eine scheinbare kontinuierliche und solide Wucherung (den Vornierenwulst) des noch ungespaltenen Mesoderms dar, und zwar an der Stelle, wo das Ur-



Fig. 103. Querschnitt eines Ceratodusembryos. Aus SEMON (1901). Vergrößerung 81 : 1. Der Schnitt geht durch das 5. metotische Ursegment. Der Vornierenwulst erscheint an der Grenze zwischen Ursegment und Seitenplatte.

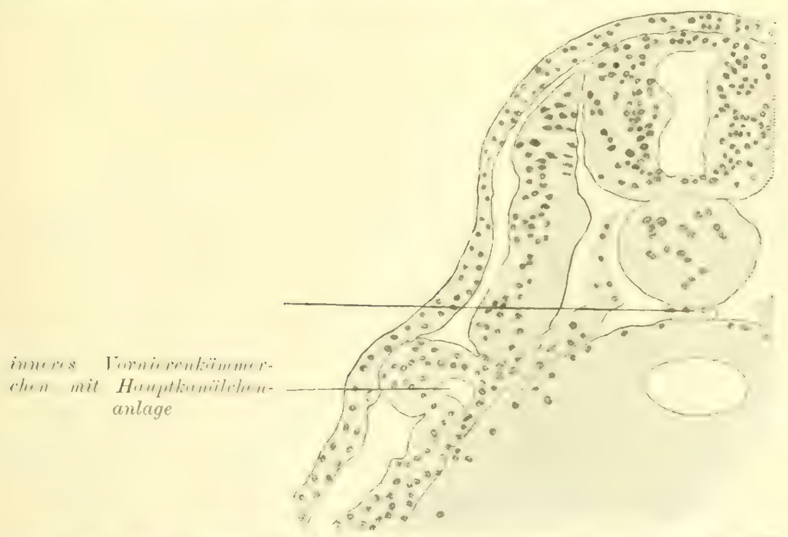


Fig. 104. Querschnitt durch das 5. metotische Ursegment eines Ceratodusembryos. Aus SEMON (1901). Vergrößerung 81 : 1. In dem Vornierenwulst ist eine Lichtung aufgetreten, welche mit einer Lichtung in dem unmittelbar darunter gelegenen Mesoderm (inneres Vornierenkämmerchen?) in Verbindung steht.

segment in die Seitenplatte übergeht (Fig. 103). Die Stelle könnte einem Ursegmentstil entsprechen, der aber hier nicht zur Ausbildung gelangt. Durch die später auftretende Lichtung wird der Vornierenwulst in zwei Hauptkanälchen zerlegt, von denen je eines sich im 5. und 6. Segment in die Leibeshöhle öffnet. Letztere ist anfangs nur durch eine bläschenförmige Lichtung direkt unter dem Hauptkanälchen repräsentiert, so daß auch hier die Möglichkeit vorliegt, ein rudimentäres inneres Vornierenkämmerchen anzunehmen (Fig. 104). Die Kanälchen selbst müssen als Hauptkanälchen aufgefaßt werden. Bei Lepidosiren schiebt sich die Lichtung der Kanälchen langsam und kontinuierlich in den primären Harnleiter vor, der also in kranio-kaudaler Richtung ausgehöhlt wird.

Sammelgang.

Außer den Hauptkanälchen entsteht aus dem Vornierenwulst der Sammelgang und das Verbindungsstück zwischen demselben und dem primären Harnleiter. Beide entstehen durch eine unvollständige Abspaltung der ventrolateralen Teile des Wulstes, von den dorsomedialen Hauptkanälchen, wie das in genauer Art und Weise bei den Batrachiern dargestellt ist.

In Fig. 105 ist der Abspaltungsprozeß beendet, die einzelnen Abschnitte sind in die Figur eingetragen.

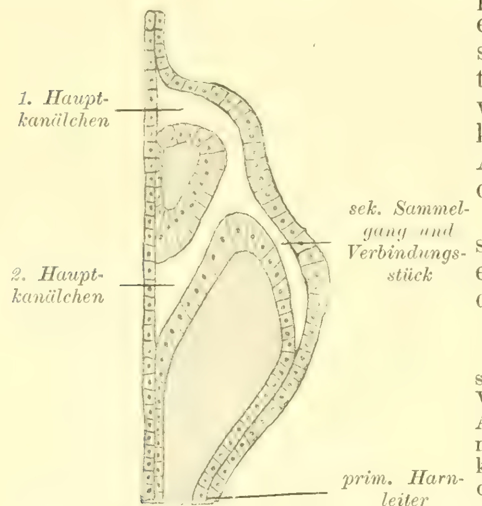


Fig. 105. Schematischer Längsschnitt durch die Anlage der rechten Vorniere eines Ceratodusembryos. Aus Semon (1901). Aus dem Vornierenwulst sind außer den Hauptkanälchen Sammelgang und Verbindungsstück hervorgegangen.

Filtratorischer Apparat.

Der Glomerulus der Vorniere erscheint bei Larven von 9 mm Länge und 48—49 metotischen Ursegmenten (Ceratodus) und in Embryonen von Lepidosiren mit 39 Ursegmenten. Er ist, wie das Fig. 106 zeigt, ein äußerer, der in Lage und Auftreten vollständig mit dem der Batrachier übereinstimmt. Eine äußere Vornierenkammer wird bei Ceratodus wahrscheinlich nicht gebildet, wenigstens fand Semon bei seinen ältesten Larven von 17,8 mm Länge noch keine Spur einer solchen, dagegen fand Kerr bei Larven von Lepidosiren 24 Tage nach dem Ausschlüpfen eine deutliche Vornierenkammer im vorderen Bereiche der Vorniere gelegen, welche sich an ihrem hinteren Ende in die allgemeine Leibeshöhle öffnete. Ebenso ist die Bildung einer Vornierenkammer bei Polypterus wahrscheinlich. Budgett (1901) beschreibt hier den Müller'schen Gang als eine abgeschlossene Partie der Leibeshöhle, in welche sich die Nephrostome der Vorniere öffnen; offenbar liegt hier eine Verwechselung mit einer Vornierenkammer vor.

Der Entwickelung nach haben wir es hier mit einer äußeren Vornierenkammer und einem äußeren Glomerulus zu thun.

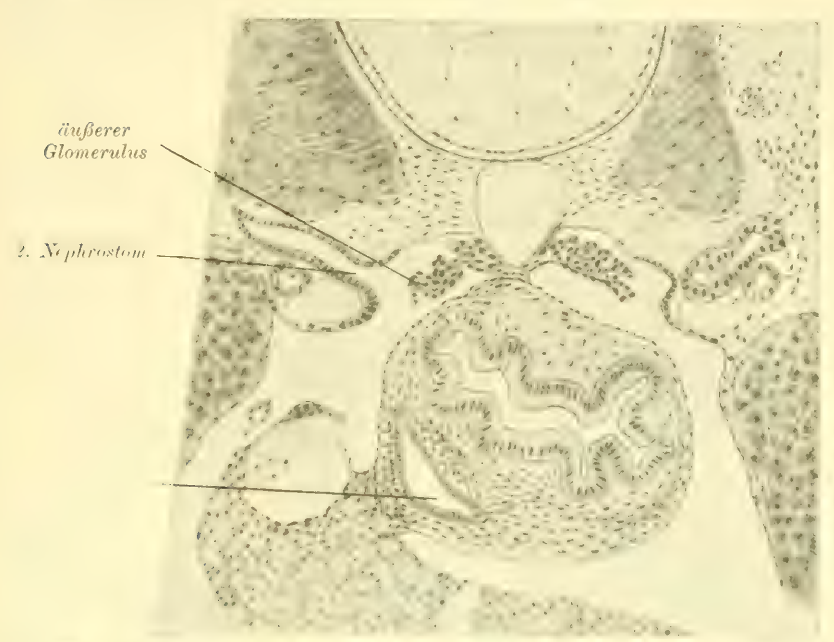


Fig. 106. Querschnitt durch das Vornierengebiet eines Ceratodusembryos in der Höhe des 2. Vornierentrichters. Aus SEMON (1901). Vergrößerung 81 : 1. Der Schnitt zeigt die Anlage des äußeren Glomerulus.

11. Vorniere der Amphibien.

Die Amphibien entwickeln eine funktionierende Vorniere, die von einer funktionierenden Urniere, dem bleibenden Harnorgan, abgelöst wird.

Von den drei Ordnungen der Amphibien zeigen die Anuren und Urodelen in der Entwickelung ihres Exkretionssystems nur unbedeutende Verschiedenheiten, die Gymnophionen dagegen weichen stark von dem Entwickelungstypus der Batrachier ab. Es empfiehlt sich deshalb von vornherein, die Amphibien in zwei besonderen Abschnitten, Vorniere der Batrachier und Vorniere der Gymnophionen zu behandeln.

a) Vorniere der Batrachier.

Mutterboden.

Der Mutterboden für die Vorniere der Amphibien [MÜLLER-WOLFF'sche Drüse, v. WITTICH (1853), Urniere, REMAK (1855), WOLFF'scher Körper, STRICKER (1869), GOETTE (1875)] gehört sicher noch zu den segmentierenden Teilen des Mesoderms und entspricht den Ursegmentstielen; er löst sich aber frühzeitig von den sekundären Segmenten los und verliert auch durch Aufgehen in die Seitenplatte frühzeitig seine Segmentierung, so daß in späteren Zeiten die Vorniere, wenn die Kanälchen bereits entwickelt sind, von dem unsegmentierten Mesoderm, der Seitenplatte, auszugehen scheint (MOLLIER 1890, FIELD 1891).

Zeit der Anlage.

Die Zeit des ersten Auftretens der Gesamtanlage variiert in engen Grenzen, die ersten Spuren derselben sind unmittelbar vor oder nach Auftreten der ersten Ursegmentpaare festzustellen (FÜRBRINGER 1878, FIELD 1891).

Ort der Anlage.

Der Ort der ersten Anlage ist bei den einzelnen Familien verschieden, bei Triton alpestris beginnt die Gesamtvornierenanlage im 1. Ursegment (MOLLIER 1891), bei Rana und Bufo im 2. (FIELD 1891) und bei Amblystoma im 3. Segment (FIELD 1891). Für das kaudale Ende der Gesamtanlage ist die Grenze nicht mit voller Bestimmtheit zu setzen, und zwar solange nicht, als nicht sämtliche Forscher über die Entstehung des primären Harnleiters (s. unten) einig sind. Nach den Angaben von MOLLIER (1890) und FIELD (1891), welche ich nach eingehenden Untersuchungen bestätigen muß, denen aber von anderer Seite widersprochen wird, entsteht der primäre Harn-



Fig. 107. Drei Querschnitte eines Triton alpestris mit 10 Ursegmentpaaren in der Höhe des 3. Ursegmentes, also in dem Segment hinter dem letzten Vornierenkanälchen. Nach MOLLIER (1890). In a bildet die Vornierenanlage einen deutlichen Wulst in der Somatopleura, der sich gegen das kaudale Ende des Ursegmentes (b) mehr und mehr einschnürt und schließlich zwischen 3. und 4. Segment (c) einen ringsum abgegrenzten Strang bildet.

leiter in situ in ganzer Ausdehnung aus dem Mesoderm, folglich rechne ich die Gesamtanlage der Vorniere bis zur hinteren Grenze der mesodermalen Harnleiteranlage, das ist bis zur Kloake. Aus dieser Gesamtanlage differenziert sich im vorderen Teil die specielle Vornierendrüsenanlage, im hinteren der Endabschnitt des Harnleiters. Soweit die Gesamtanlage zur speciellen Vornierendrüsenanlage wird, ist sie breiter, soweit sie nur den Endabschnitt des primären Harnleiters liefert, schmäler; der Uebergang beider Teile erfolgt allmählich, so daß zwischen beiden keine bestimmte Grenze anzugeben ist. Zur Ausbildung gelangen bei Anuren 3, bei Urodelen nur 2 Vornierenkanälchen, dagegen bei Amphiuma means 3 Kanälchen (FIELD 1894), doch ist sicher, daß sich die specielle Vornierendrüsenanlage ursprünglich über eine größere Zahl von Segmenten erstreckte. Einmal lassen sich rudimentäre Kanälchen, kaudal von den funktionierenden bei vielen Batrachiern nachweisen, so zunächst bei Urodelen ein drittes Kanälchen, das bei Triton alpestris und Amblystoma punctatum (MOLLIER 1890, FIELD 1891, SEMON 1891) zur vollen Ausbildung gelangen kann. Ferner fand MOLLIER (1890) bei Triton alpestris die erste Vornierenanlage bei einem Embryo mit 10 Ursegmenten in einer Ausdehnung vom 1. bis zum

6. Ursegment. Im 3. und 4. Segment, also den Segmenten hinter den beiden zur Ausbildung gelangenden Vornierenkanälchen, erschien die Anlage entsprechend der Mitte des Segmentes als Falte der Somatopleura, entsprechend dem Interstitium zwischen zwei Segmenten als abgeschnürt oder wenigstens schärfer vom Mesoderm abgesetzt (Fig. 107a, b, c): das entspräche vollständig dem Bild von rudimentären Vornierenkanälchen. Weiter erstreckte sich nach FIELD (1891) bei Embryonen von Rana mit 2 Kiemenspalten die erste Vornierenanlage gleichmäßig über das 2.–9. Ursegment. Bei Bufo findet MOLLIER (1890) die Aehnlichkeit zwischen vorderer Harnleiteranlage und der

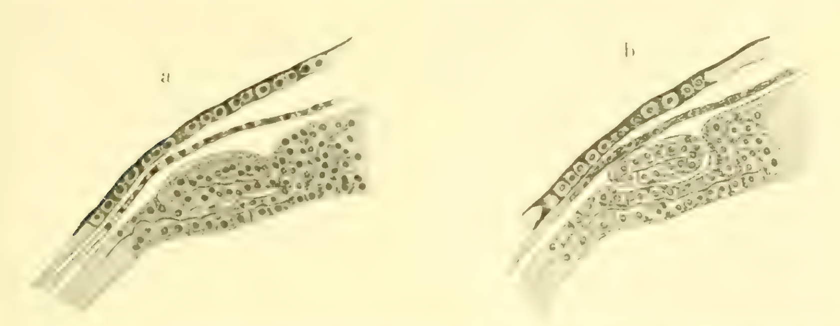


Fig. 108. Zwei Querschnitte durch die Vornierenanlage eines Bufoembryos mit 12 Ursegmentpaaren. Nach MOLLIER (1890). Der Schnitt geht durch die Vornierengesamtanlage des 5. Segmentes (die fertige Vorniere liegt im 2. und 3. Segment), aus diesem Teil der Anlage entsteht nur Harnleiter. a zeigt denselben ähnlich wie Fig. 109 noch in Zusammenhang mit dem unterliegenden Mesoderm, b zeigt ihn vollständig abgeschnürt.

speciellen Vornierenanlage so stark, daß in manchen Stadien die Querschnittbilder beider vollständig übereinstimmen, man vergleiche z. B. Fig. 108a mit Fig. 109. Endlich findet er bei Bufo den sich entwickelnden Harnleiter häufig unterbrochen. Auffallenderweise begegnete er dieser Erscheinung noch in verhältnismäßig späten Entwickelungsstadien, in welchen sogar schon eine Lichtung im Harnleiter vorhanden war. Diese letztere Angaben, welche MOLLIER (1890) mit aller Reserve wiedergiebt, sprechen nicht bloß für eine mesodermale Abkunft des primären Harnleiters, sondern vor allen Dingen für seine Entstehung aus einander folgenden Teilen, d. h. für die latente Anwesenheit rudimentärer Kanälchenanlagen in dem sich entwickelnden Harnleiter.

Art der Anlage.

Die Vornierenanlage tritt zu einer Zeit auf, in welcher die Seitenplatte höchstens ein virtuelles Cölom enthält. Sie ist aber unzweifelhaft eine Bildung lediglich der Somatopleura (Fig. 109). Zunächst wird der Vornierenwulst gebildet, eine kontinuierliche, solide Verdickung des Mesoderms, welche sich bei allen genau untersuchten Batrachiern gleichmäßig über mehrere Segmente erstreckt, auch über solche, in welchen sich später nur der Harnleiter ausbildet (MOLLIER 1890, FIELD 1891). Bei Bombinator igneus giebt GOETTE keine solide Anlage des Vornierenwulstes, sondern eine Ausfaltung der Somatopleura an, dieser Widerspruch erklärt sich leicht aus dem Umstand, daß GOETTE nicht die allerjüngsten Entwickelungsstadien beobachtet hat. Auf dem Quer-

schnitt scheint der Vornierenwulst in der ersten Anlage aus 3 Zellenreihen zu bestehen, während das übrige Mesoderm nur 2 Zellenreihen aufweist. Die höchste Erhebung des Wulstes liegt etwas lateral von der Grenze zwischen sekundärem Ursegment und Seitenplatte (Fig. 109), der Wulst greift aber

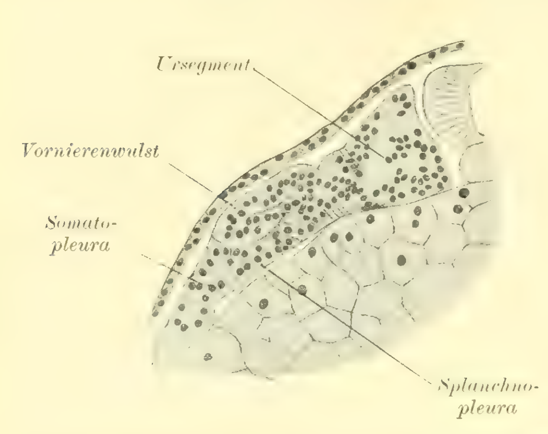


Fig. 109. Querschnitt eines Embryos von Triton cristatus mit 10 Ursegmentpaaren. Nach MOLLIER (1890). Der Schnitt geht durch den Vornierenwulst, welcher bereits aus 4 Zelllagen besteht, während die Seitenplatte nur zwei Lagen besitzt.

noch auf die ventralen Teile der lateralen Wand desselben über (FIELD 1891). Gleichzeitig mit dem Auftreten des Vornierenwulstes wird die Lichtung der Leibeshöhle manifest, und zwar tritt sie (FIELD 1891)

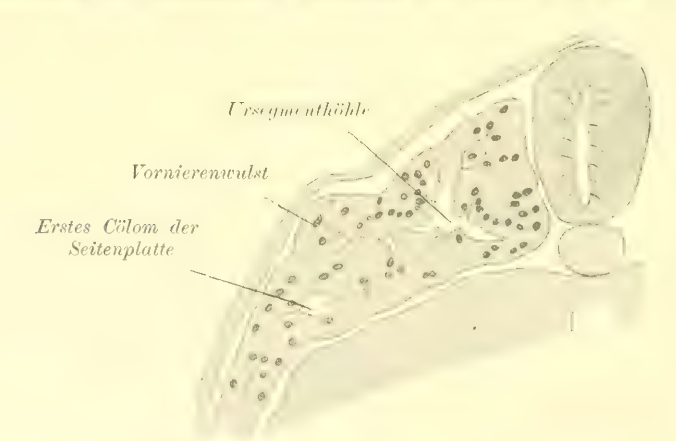


Fig. 110. Querschnitt eines Embryos von Amblystoma mit ca. 8 Ursegmentpaaren und von 4,3 mm Länge durch die Mitte des 2. Ursegmentes. Vergrößerung ca. 67 : 1. Nach FIELD (1891). Unterhalb des Vornierenwulstes tritt die Lichtung in der Seitenplatte als ein ziemlich scharf umschriebenes Kämmerchen auf.

zunächst in Gestalt von getrennten Kämmerchen auf, je ein Kämmerchen entsprechend der Mitte eines Ursegmentes (Fig. 110). Diese Kämmerchen fließen im weiteren Verlaufe der Entwickelung sehr schnell zur Bildung einer kontinuierlichen Kammer zusammen, die sich dann allmählich zwischen die beiden Blätter der Seitenplatte ausdehnt und auch hier ein manifestes Cölom erzeugt. Diese Kämmerchen, die allerdings nur bei einem Vertreter (Amblystoma punctatum) beobachtet sind, könnten den zu inneren Vornierenkämmerchen erweiterten Ergänzungskanälchen entsprechen und so den Beweis liefern, daß die mediale Partie der Seitenplatte den Ursegmentstielen der anderen Vertebraten entspricht.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung beginnt sich der vergrößerte Vornierenwulst von seiner Unterlage abzusetzen, indem an seinem lateralen Rande eine Falte in dorsomedialer Richtung eindringt (Fig. 111). In den Segmenten, in welchen bleibende Vornierenkanälchen gebildet

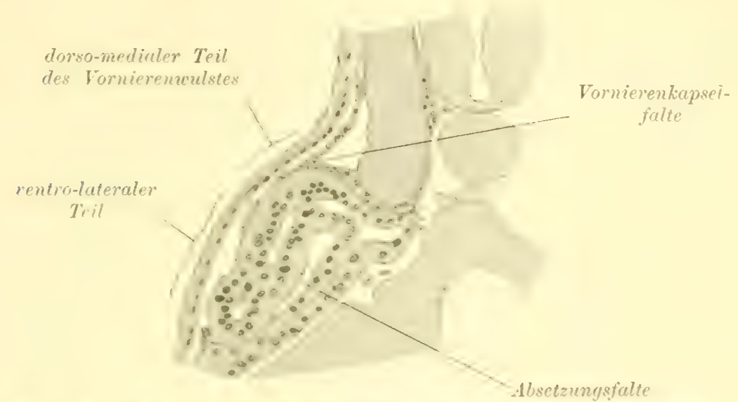


Fig. 111. Querschnitt eines Embryos von Rana silvatica LE CONTE mit 14 bis 17 Ursegmentpaaren und 3—4 Kiemenspalten durch die Mitte des 3. Ursegmentes. Vergrößerung 82 : 1. Nach FIELD (1891). Die Lage des Schnittes zur Vorniere ist in Fig. 112 angegeben.

Eine Falte, welche an der lateralen Seite des Vornierenwulstes beginnt und in dorsomedialer Richtung vordringt, setzt den Vornierenwulst von der Seitenplatte ab.

werden, dringt diese Falte nur so weit vor, daß der Vornierenwulst noch an seinem medialen Rand mit der Seitenplatte in Zusammenhang bleibt (Fig. 111), in den Segmenten hinter den bleibenden Vornierenkanälchen schneidet die Falte vollständig durch und wandelt die gesamte Anlage in den Anfangsteil des primären Harnleiters um; durch diesen Prozeß wird der Vornierenwulst auf 2 resp. 3 Segmente beschränkt.

An demjenigen Teil des Wulstes, welcher den bleibenden Vornierenkanälchen entspricht, können wir zwei Teile unterscheiden, den ventrolateralen abgeschnürten und den dorsomedialen, welcher die Verbindung mit dem Mesoderm aufrecht erhält (Fig. 111). Die Lichtung des Vornierenwulstes, welche in loco entsteht, tritt in seinen beiden Teilen verschieden auf. Im ventrolateralen Teil ist die Lichtung einheitlich und erstreckt sich durch die ganze Länge der Vornierenfalte, im dorsomedialen Teil ist sie diskontinuierlich und besteht aus 3 (Anuren) oder 2 (Urodelen) Spalten, welche die Lichtung des lateralen Teiles mit der Lichtung des Cöloms verbinden (Fig. 112). Durch diesen Prozeß ist eine in ihrem Grunde einheitliche Tasche entstanden (Sammelgang), welche durch 3 resp. 2 Kanälchen mit dem Cölom in Verbindung steht (FIELD 1891). Die Mündungen der Kanälchen, die Nephrostome, liegen jeweilen entsprechend der Mitte des zugehörigen Ursegmentes und entsprechen der Stelle, an welcher Ursegment und Seitenplatte zusammenhingen. Die in loco entstehende Lichtung und ihre Drei-, resp. Zweiteilung im medialen Abschnitt sprechen dafür, daß in dem scheinbar einheitlichen Wulst bereits die Vornierenkanälchen und ihr Sammelgang vorgebildet waren, aber erst mit dem Auftreten

der Lichtung in die Erscheinung treten. Mit der Ausbildung des Sammelganges und der Vornierenkanälchen ist die Anlage der Vornierendrüse abgeschlossen.

Auffallend ist der Einfluß, den die sich entwickelnde Vornierenanlage auf die Lichtung des Medullarrohres und des Darmes bei

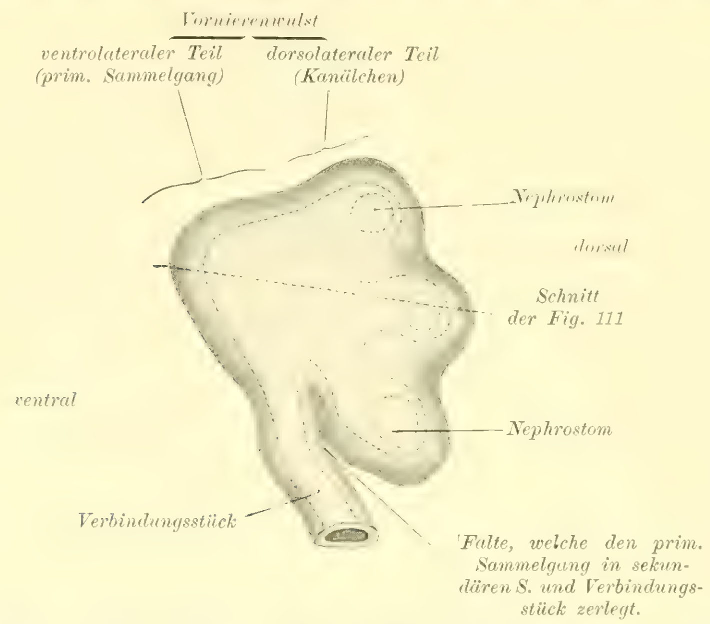


Fig. 112. Rechte Vorniere einer Larve von Rana silvatica Le Conte mit 14—17 Ursegmentpaaren und 3—4 Kiemenspalten, von der medialen Seite gesehen. Nach Field (1891). Die im Vornierenwulst auftretende Lichtung (durch eine punktierte Linie umgrenzt) wandelt ihn in eine Tasche um, die durch 3 Oeffnungen mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. Die Lage des Schnittes der Figur 111 ist in dieser Figur angegeben.

Alytes obstetricans besitzt. Nach Gasser (1882) soll die Stelle der Vornierenanlage durch eine plötzliche Abnahme der Lichtungsweite des Medullarrohres gekennzeichnet sein und ebenso soll der Darm an dieser Stelle eine auffallende Aenderung seiner Dimensionen zeigen.

Primäre Harnleiter.

Der primäre Harnleiter besteht seiner Entwickelung nach aus zwei Abschnitten, einem kranialen und einem kaudalen. Der kraniale Abschnitt wird gleichzeitig mit der Vorniere angelegt, wie wir oben gesehen haben, der kaudale, nachdem die zur Funktion gelangenden Abschnitte der speziellen Vornierendrüsenanlage sich abgegrenzt haben. Der kraniale Abschnitt entsteht aus dem Vornierenwulst und erstreckt sich über mindestens 4 Segmente, da er aus dem Vornierenwulst entsteht, bildet er die direkte Fortsetzung des ventrolateralen Abschnittes der Vornierenanlage. Ueber die Entstehung des kaudalen Abschnittes ist noch kein absolut sicheres Ergebnis erzielt. Nach den Angaben von Goette (1875), Fürbringer (1877/78), Mollier (1890), Field (1891) entsteht er bei Anuren und Urodelen in ganzer Aus-

dehnung aus dem Mesoderm, von welchem er sich successive abschnürt und in welches sein kaudales Ende ohne nachweisbare Grenze übergeht (Fig. 113). Diesen Angaben kann ich mich vollständig anschließen. GASSER (1882) dagegen läßt den primären Harnleiter bei Alytes obstetricans von der Vornierenanlage aus frei nach hinten wachsen. Auch SEMON (1901) bemerkt gelegentlich, daß er die Frage, ob mesodermale Entstehung oder freies Auswachsen, vorläufig noch nicht mit Sicherheit zu beantworten vermöge. Sehr in die Wagschale zu gunsten einer mesodermalen Anlage in loco spricht die bereits oben mitgeteilte Beobachtung MOLLIER's (1890), daß der gesamte vorwachsende primäre Harnleiter Unterbrechungen zeigt. Eine Beteiligung des Ektoderms ist bei keinem Vertreter und von keinem Forscher behauptet worden; die Angaben PERENYI's (1887) und BROOK's (1887) über eine ektodermale Entstehung sind vorläufige Mitteilungen geblieben und wohl von den Autoren selbst aufgegeben.

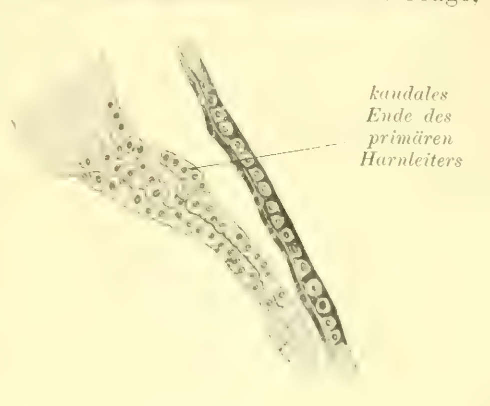


Fig. 113. Querschnitt durch das kaudale Ende des primären Harnleiters in der Höhe des 11. Ursegmentes eines Bufoembryos. Nach MOLLIER (1890). Der primäre Harnleiter endigt kaudalwärts in einem Mesodermwulst.

Die Lichtung des primären Harnleiters entsteht von der Vorniere aus und schiebt sich allmählich in kraniokaudaler Richtung vor.

Die Einmündung des primären Harnleiters in die Kloake erfolgt bei Embryonen von Bufo mit 13 Ursegmentpaaren MOLLIER 1890) in der Höhe des 12. Segmentes (FIELD 1891). Die Einmündung erfolgt getrennt in zwei Aussackungen der Kloake. Bei Amblystoma erfolgt nach FIELD (1891) die Einmündung an der Stelle, wo die ektodermale Kloakenanlage mit dem entodermalen Darm zusammentrifft, so daß es zweifelhaft ist, mit welchem Keimblattderivat sich der primäre Harnleiter verbindet. Die weiteren Schicksale des primären Harnleiters siehe unter Harnblasenentwickelung.

Weitere Ausbildung der Vorniere.

Die weitere Ausbildung der Vorniere besteht erstens in einer Verlängerung und Schlängelung der Kanälchen, zweitens in einer Differenzierung des primären Sammelganges. Schon in der in Figur 112 dargestellten Gesamtfigur der Vorniere beginnt eine von hinten nach vorn vorschreitende Falte den primären Sammelgang in zwei Teile zu zerlegen, einen dorsomedialen, welcher mit dem Vornierenkanälchen in Zusammenhang bleibt und den ich als sekundären Sammelgang, und einen ventrolateralen Teil (common trunk, FIELD 1891), den ich das Verbindungsstück nenne, Verbindungsstück zwischen dem sekundären Sammelgang und dem primären Harnleiter. Der sekundäre Sammelgang ist bei den Urodelen mit nur 2 Vornierenkanälchen kaum noch zu unterscheiden und geht ohne Grenze in das Verbindungs-

stück über. Bei den Anuren (Fig. 114) ist er anfangs recht deutlich, kann aber später durch das radienförmige Zusammentreffen der 3 Vornierenkanälchen ebenso vollständig wie bei den Urodelen reduziert werden. Das Verbindungsstück unterscheidet sich nur dadurch von seiner Fortsetzung, dem primären Harnleiter, daß es erstens stark gewunden ist und zweitens mit den Vornierenkanälchen durch Bindegewebe und die später auftretende Vornierenkapsel zu einer Masse vereinigt wird, aus welcher der primäre Harnleiter in gerader Richtung zur Kloake führt. Durch Vergrößerung der einzelnen Kanälchen wird die Vorniere verbreitert (vgl. Fig. 111 und 114) und in sagittaler

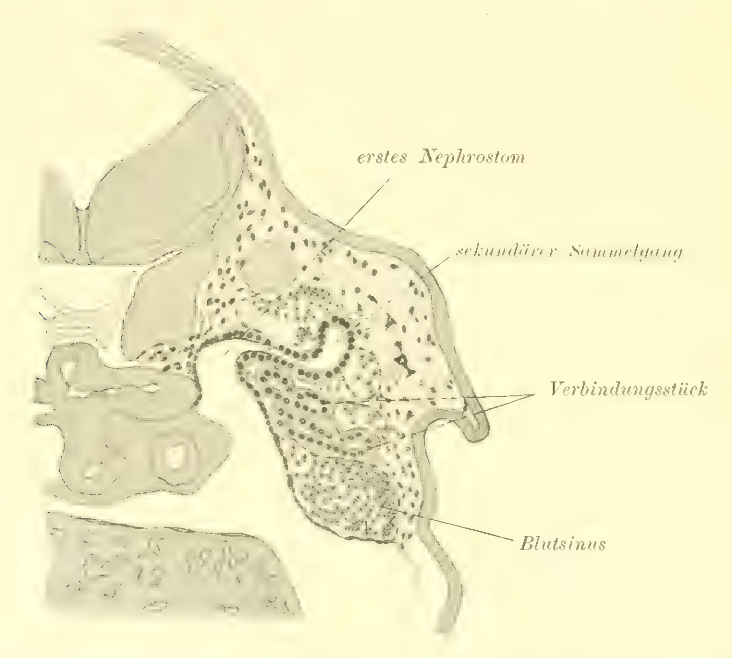


Fig. 114. Querschnitt einer Larve von Rana silvatica LE CONTE von ca. 8 mm Länge. Vergrößerung ca. 75 : 1. Nach FIELD (1891). Der Schnitt geht durch das 1. Nephrostom der Vorniere, zeigt zahlreiche Querschnitte des aufgeknäuelten Verbindungsstückes und bereits die Anlage von Blutsinus.

Richtung verlängert. Diese Verlängerung erreicht bei Rana temporaria von 5—6 mm Länge ihr Maximum, bei Triton alpestris schreitet die Verlängerung noch weiter fort und ist sogar noch während der ersten Entwickelung der Urniere zu bemerken (FÜRBRINGER 1878). Bei diesem Wachstum verhalten sich die einzelnen Teile der Vorniere verschieden. Bei Rana schlängeln sich nur das 2. und 3. Kanälchen und das Verbindungsstück, während erstes Kanälchen und sekundärer Sammelgang unverändert bleiben. Diese vermehrte Inanspruchnahme des Platzes macht sich auch in einer Verschiebung der Teile bemerkbar. Die Vornierenkanälchen liegen mehr kranial, das Verbindungsstück mehr kaudal. Mit der Verlängerung der Kanälchen geht anfangs eine gleichzeitige Erweiterung der Kanälchen einher, später zeigen die Kanälchen wohl noch größere Lichtungen, aber die Zunahme beruht nicht auf einer Erweiterung, sondern auf einer fortschreitenden Abnahme der Höhe der Zellen (FÜRBRINGER 1878, FIELD 1891).

Neben der Schlängelung ist auch die Bildung zahlreicher Divertikel des sekundären Sammelganges und des Verbindungsstückes beobachtet worden (Fürbringer 1878, Field 1891).

Filtratorischer Apparat.

Der Glomerulus der Anuren- und Urodelenvorniere v. Müller'scher Knäuel, Marcussen 1852, Glomus van Wijhe 1889) ist ein äußerer. Er entsteht um die Zeit des Ausschlüptens der Larven als eine horizontale Falte der Splanchnopleura, gegenüber der sich entwickelnden Vorniere. Die Falte springt in den dorsalen Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle vor, ist kontinuierlich, liegt zunächst in gleicher Höhe mit der Lichtung des Darmes und rückt dann später dorsalwärts auf die Radix mesenterii hinauf. Im Inneren der Falte findet sich in der Zeit der ersten Anlage nur embryonales Bindegewebe, außen wird sie bedeckt von dem kubisch gewordenen Cölomepithel, das in den übrigen Abschnitten der Leibeshöhle ein Plattenepithel darstellt (Fig. 115). Bei Larven von Rana temporaria von 5 mm Länge entspricht die Falte anfangs nur der kaudalen Hälfte der Vorniere, später wächst sie dann sowohl nach vorn, als nach hinten aus, so daß sie bei Larven von 11 mm Länge den vorderen Pol der Vorniere erreicht, den kaudalen sogar überschreitet (Fürbringer 1877). Bei Tritonenlarven beginnt die Falte in der vorderen Hälfte der Vorniere und überragt schließlich bei Larven von 14 mm Länge sowohl den kranialen wie kaudalen Pol der Vorniere (Fürbringer 1877). Bei diesem Wachstum besteht keine Wechselbeziehung zwischen Glomerulus und Vorniere: bei Rana temporaria wächst der Glomerulus in größerem Maße als die früh verkümmernde Vorniere. Bei Salamandra dagegen entwickelt sich die Vorniere noch weiter, während der Glomerulus bereits in seiner Breitendimension abnimmt.

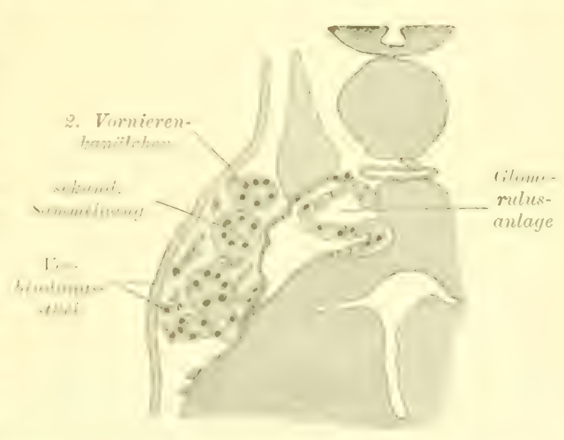


Fig. 115. Querschnitt einer Bufolarve von 4—6 mm Länge. Der Schnitt geht zwischen dem 1. und 2. Nephrostom hindurch. Der äußere Glomerulus ist im Stadium der ersten Anlage. Vergrößerung 105:1. Nach Field (1891).

Die Gefäße des Glomerulus entstehen in der Glomerularfalte, und zwar unabhängig von der Aorta, erst sekundär treten sie mit derselben durch mehrere Aeste in Verbindung. Dabei ist eine Beobachtung Field's von großem Wert. Field (1891) fand, daß das von der Aorta kommende Verbindungsgefäß, in der Höhe des Glomerulus angelangt, sich teilt, der eine Ast trat zu den Schlingen des letzteren, der andere ließ sich zwischen Splanchnopleura und Darm ein Stück weit verfolgen, allerdings nicht bis auf die ventrale Seite. Field bringt dies Gefäß, wie ich meine, mit Recht, in Parallele mit den Paul Mayer'schen Darmgefäßen der Selachier. Ein ähnliches Gefäß habe

ich an der Teleostiervorniere p. 132 erwähnt und in die gleiche Parallele gesetzt. Der dorsale Abschnitt der Leibeshöhle, welcher den Glomerulus enthält, wird vorübergehend mehr oder weniger von der übrigen Leibeshöhle abgetrennt und dadurch zu einer äußeren Vornierenkammer umgewandelt (Fig. 116 und Fig. 117). Der Abschluß erfolgt durch die Entwickelung der Lungen, welche durch ihr Auswachsen

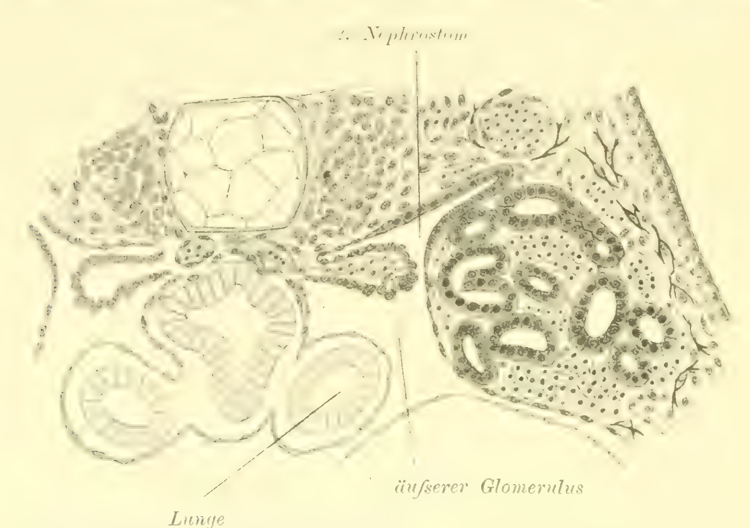


Fig. 116. Querschnitt durch die Vorniere einer 12 mm langen Larve von Rana temporaria in der Höhe des 2. Nephrostoms. Vergrößerung 90 : 1. Nach Fürbringer (1877). Der äußere Glomerulus liegt jederseits in einem dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle, welcher durch die vorspringende Lungenanlage von der übrigen Leibeshöhle bereits etwas abgesetzt wird.

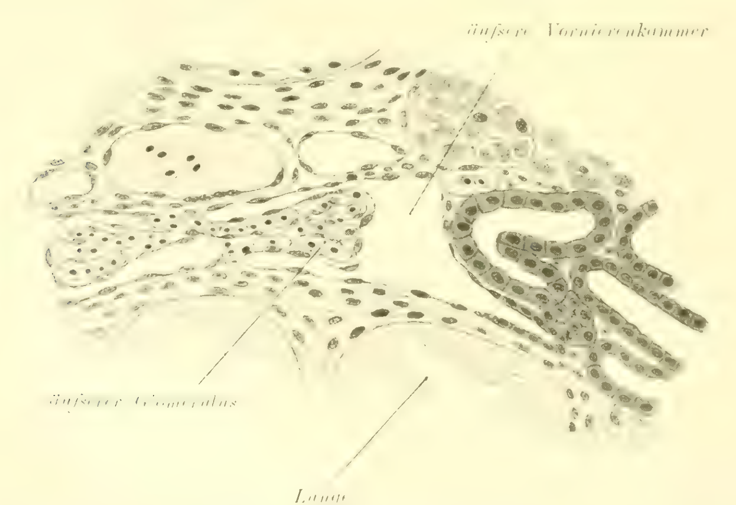


Fig. 117. Querschnitt durch die Mitte der Vorniere eines 21 mm langen Embryos von Salamandra maculata aus dem September. Vergrößerung 150 : 1. Nach Fürbringer (1877). Der dorsale Abschnitt der Leibeshöhle, welcher den äußeren Glomerulus enthält, ist durch die Verwachsung des Splanchnopleuraüberzuges der Lunge mit dem Somatopleuraüberzug der parietalen Körperwand von der übrigen Leibeshöhle abgetrennt worden und bildet die äußere Vornierenkammer.

den Splanchnopleuraüberzug des Darmes gegen die dorsale Leibeswand andrängen und mit dem dort gelegenen Epithel der Somatopleura zur Verschmelzung bringen. Der Abschluß ist aber nicht nur ein unvollständiger, indem er selbst bei Urodelen, wo er noch am besten entwickelt ist, stets am hinteren Ende der Vorniere fehlt, sondern auch ein vorübergehender. Bei Amphiuma means (Field 1894) bleibt der Abschluß der Vornierenkammer vollständig aus. Die einheitliche Vornierenkammer kann sekundär durch Verwachsen des Splanchnopleuraüberzuges des Glomerulus mit der Somatopleura der Vorniere unvollkommen in einzelne Kämmerchen abgeteilt werden (Amblystoma, Field 1891).

Vornierenkapsel.

Die Vorniere wird von der Umgebung durch eine Kapsel abgeschlossen, die in der Hauptsache von einer Faltenbildung der Ursegmentsomatopleura ihren Ursprung nimmt (s. Fig. 111) und sich allmählich über die Vorniere herabsenkt, ihr kommt bisweilen (Amblystoma) eine zweite Falte entgegen, welche von der Somatopleura der Seitenplatte lateral von der Vorniere ausgeht. Diese Ursegmentfalten, welche natürlich anfangs segmental angeordnet sind, verschmelzen später zu einer einheitlichen Falte (Field 1891). Bei Larven von 5,7 mm Länge ist die Vorniere vollständig in ihre Kapsel eingehüllt. Gleichzeitig mit dem Konvolut der Drüsenschlingen werden zahlreiche Blutsinus in die Kapsel eingeschlossen; die Blutsinus kommunizieren alle untereinander (Fig. 114). Kaudalwärts gehen diese Sinus in die V. cardinalis post. über, welche dorsal zum primären Harnleiter liegt, kranialwärts münden sie schließlich in den Sinus venosus.

Rückbildung der Vorniere.

Die ersten Rückbildungserscheinungen an der Vorniere fallen zusammen mit dem Beginn der Metamorphose (Fürbringer 1877, Gasser 1882, Hoffmann 1886, Field 1891). Die Rückbildung beginnt an den Nephrostomen, die sich schließen, und zwar die vorderen zuerst, dann treten Kontinuitätsunterbrechungen in den Kanälchen auf, indem zunächst die Lichtung schwindet und dann die Zellen degenerieren. Weiter schwindet das Stück des primären Harnleiters (bei Salamandralarven von 50 mm Länge, Fürbringer 1877) zwischen Vorniere und Urniere, und die Vornierenreste stellen ein völlig isoliertes kleines Körperchen dar, das in älteren Larven restlos verschwindet. Auch der Glomerulus der Vorniere wird zurückgebildet, er verkleinert sich sehr stark, bleibt aber in diesem geschrumpften Zustande sehr lange erhalten und kann selbst bei jungen ausgewachsenen Tieren noch gefunden werden (Fürbringer 1878). Spengel (1876) giebt an, daß ein Müller'scher Knäuel, das ist der alte Name für den Vornierenglomerulus, bei keinem erwachsenen Exemplar gefunden wurde, doch scheint aus den Darstellungen Leydig's (1853) hervorzugehen, daß bei Salamandra und Menopoma Reste des Glomerulus bei den Erwachsenen persistieren können, eine Annahme, die auch Goette (1875) und Hoffmann (1886) machen.

Was endlich die Lage der Vorniere im Körper anbetrifft, so scheint sie während der Ausbildung und während der Rückbildung keine Verschiebungen nach hinten zu erleiden.

b) Vorniere der Gymnophionen.

Ich citiere hier ausschließlich nach der Arbeit von Brauer (1892), welche an Hypogeophis rostratus ausgeführt ist und füge die wenigen für die Darstellung wichtigen Resultate anderer Autoren unter Namensnennung bei.

Mutterboden.

Der Mutterboden des gesamten Exkretionssystems sind hier die deutlich entwickelten Ursegmentstiele, welche sich vom 3. bis zum letzten Ursegment erweitern und so Anlagen innerer Vornierenkämmerchen darstellen.

Die erweiterten Ursegmentstiele schnüren sich sowohl vom sekundären Ursegment als von der Seitenplatte ab; während die Abschnürung vom Ursegment eine vollständige ist, bleibt der Ursegmentstiel in den meisten Fällen mit der Seitenplatte in Zusammenhang oder Berührung, es erhält sich entweder ein die beiderseitigen Wände verbindender solider Strang, dessen Zellen aber keine regelmäßige Anordnung zeigen und keinesfalls eine latente Lichtung besitzen, oder die Wand der Leibeshöhle oder die des Stieles oder die Wände beider sind gegeneinander bis zur gegenseitigen engen Berührung ausgebuchtet. Die ehemalige offene Verbindung zwischen Ursegmentstil und Seitenplatte würde das primäre Nephrostomalkanälchen darstellen.

Zeit und Ort der Anlage.

Die ersten Hauptkanälchenanlagen finden sich bei Embryonen mit 9 Ursegmentpaaren; die einzelnen Anlagen entstehen nicht gleichzeitig, sondern nacheinander, die letzten werden bei Embryonen mit mehr als 45 Ursegmentpaaren gefunden. Die Vornierenanlage ertreckt sich also über eine auffallend lange Zeit, und wir können von vornherein Unterschiede zwischen den zuerst und den zuletzt angelegten Kanälchen erwarten. Die Ausdehnung der Gesamtvornierenanlage ist eine beschränkte, sie erstreckt sich nur über 12 Segmente vom 4. bis 15. Ursegment; sämtliche dieser Segmente bilden aber Hauptkanälchen, so daß Gesamtanlage und specielle Drüsenanlage übereinstimmen. Im 4.–11. Segment entwickeln sich Kanälchen, welche regelmäßig mit dem primären Harnleiter in offene Verbindung treten, im 12. und 13. Segment Kanälchen, welche nicht immer eine solche Ausflußöffnung gewinnen und endlich im 14. und 15. Segment Kanälchen, welche niemals eine Mündung nach außen erwerben, sondern stets rudimentär bleiben (Fig. 121a). Die Möglichkeit, daß die Gesamtanlage sich sogar bis in das 3. Segment nach vorn erstreckt, ist gegeben, da in diesem Segment wenigstens eine Erweiterung des Ursegmentstieles zur Ausbildung gelangt und diese Erweiterung in den vorderen Segmenten der Bildung eines Hauptkanälchens vorauszugehen pflegt. Bei Ichthyophis glutinosus erstreckt sich die voll entwickelte Vorniere — frühere Stadien sind nicht bekannt — über 12—13 Segmente (Semon 1891).

Art der Anlage.

Jeder Ursegmentstiel bildet im Bereiche der Gesamtanlage zunächst ein Kanälchen, und zwar das Hauptkanälchen. Die Anlage desselben geht von der kaudalen Hälfte des Segmentes aus und bildet von Anfang an ein Divertikel (Fig. 118a u. b). Da die Kanälchen nach-

einander zur Entwickelung gelangen und ihre Ausbildung langsamer vor sich geht als die Umwandlung der Ursegmentstiele zu inneren Vornierenkämmerchen, kommen die ersten Hauptkanälchen vor Ausbildung eines Vornierenkämmerchens, die letzten nach Ausbildung eines solchen zur Anlage. Die ersten 3 Kanälchen sind ektodermal-, lateral- und etwas kaudalwärts, die übrigen direkt lateralwärts gerichtet (Fig. 119). Der Sammelgang entsteht durch Vereinigung nur der

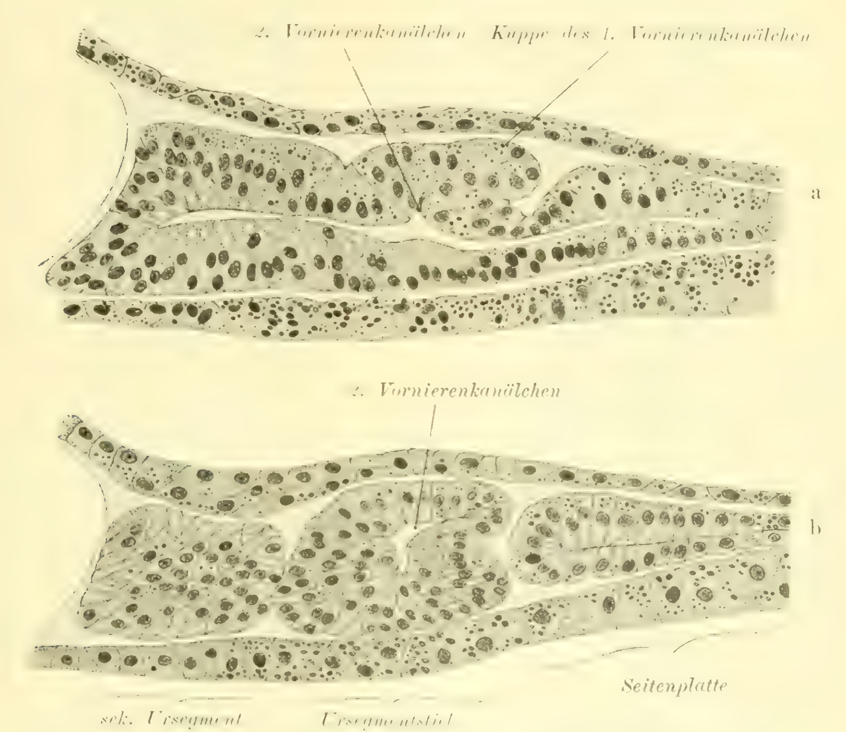


Fig. 118a und b. Zwei Querschnitte durch das 5. Rumpfsegment eines Embryos von Hypogeophis rostratus mit 20 Ursegmentpaaren. Nach BRAUER (1902). a. zeigt die 3 Teile des Mesoderms, sekundäres Ursegment, Ursegmentstiel und Seitenplatte in Zusammenhang. Von dem Ursegmentstiel geht das 2. Vornierenkanälchen aus, an der lateralen Seite desselben ist die Kuppe des 1. angelagert. b. zeigt die 3 Teile des Mesoderms getrennt. Der Ausgang des Vornierenkanälchens von dem Ursegmentstiel ist dadurch klar. Der Ursegmentstiel hat bereits begonnen sich zu erweitern.

3 ersten Hauptkanälchen und wächst von da als primärer Harnleiter selbständig kloakenwärts weiter, alle übrigen Hauptkanälchen der Vorniere treten sekundär mit diesem Ausführungsgang in Verbindung. Auch bei Ichthyophis glutinosus wächst der primäre Harnleiter durch die am weitesten kaudal gelegenen Vornierensegmente hindurch, unabhängig von den Kanälchen dieser Segmente. Eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Vornierenkanälchen und des Sammelganges ist mit Bestimmtheit auszuschließen.

Primäre Harnleiter.

Das selbständige kaudalwärts gerichtete Wachstum des Sammelganges und damit die Anlage des primären Harnleiters beginnt bei

Embryonen mit 12 Ursegmentpaaren. Der Harnleiter wächst unabhängig vom Mesoderm und Ektoderm nur durch Vermehrung seiner eigenen Elemente kaudalwärts, er verläßt seinen Platz zwischen segmentiertem und unsegmentiertem Mesoderm und kommt lateralwärts zwischen

Fig. 119.



Fig. 120.

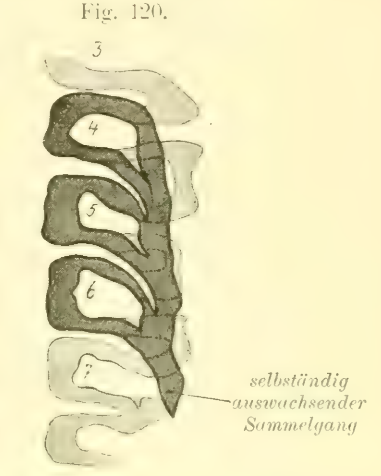


Fig. 119. Rekonstruktion der Vorniere eines Embryos von Hypogeophis rostratus im Beginn ihrer Entwickelung. Vergr. ca. 78-fach. Nach Brauer (1902). Man sieht von der dorsalen Seite auf die rechte Vorniere. Die eingetragenen Zahlen bezeichnen die Ordnungszahlen der Rumpfsegmente, deren Höhlen nach rechts in die allgemeine Leibeshöhle übergehen. Vornierenkanälchen, durch den dunklen Farbton hervorgehoben, sind im 4., 5. und 6. Segment entwickelt und zum Teil aneinander vorbeigewachsen, wobei das vordere immer an der lateralen Seite des hinteren liegt.

Fig. 120. Rekonstruktion der Vorniere von Hypogeophis alternans im Beginne ihrer Entwickelung. Nach Brauer (1902). Die ersten 3 Vornierenkanälchen sind zur Bildung des Sammelganges verschmolzen; letzterer beginnt selbständig kaudalwärts zu wachsen. Orientierung der Figur wie bei Fig. 119.

Seitenplatte und Ektoderm zu liegen. Die Lichtung des primären Harnleiters scheint von Anfang an latent vorhanden zu sein, wenigstens sind auf dem Querschnitte seine Zellen radiär zentriert. Der Durchbruch in die Kloake erfolgt bei Embryonen mit 66 Ursegmentpaaren ungefähr in der Höhe des 105. Segmentes.

Entwickelung der Vornierenkämmerchen.

Die Vornierenkämmerchen der Gymnophionenvorniere sind innere. Sie entwickeln sich, wie wir das oben bereits erwähnt haben, durch einfache Erweiterung aus den einzelnen von Segment und Seitenplatte abgelösten Ursegmentstielen der Vornierenregion. Die Ursegmentstiele erweitern sich zum Teil vor, zum Teil nach Ausstülpung des Hauptkanälchens. Ob diese inneren Vornierenkämmerchen nur aus dem Ursegmentstiel und nicht auch gleichzeitig aus den angrenzenden Partieen des Hauptkanälchens hervorgehen, ist nicht mit Sicherheit zu

entscheiden. Das bleibende Nephrostomalkanälchen ist nach unserer Auffassung ein sekundäres. Es entwickelt sich aus der oben be-



Fig. 121a. Kombination aus mehreren Längsschnitten zur Darstellung der Vorniere von Hypogeophis rostratus. Vergrößerung 128 : 1. Nach BRAUER (1902). Die ausgestülpten Hauptkanälchen und der Sammelgang sind grau, die zu inneren Vornierenkämmerchen sich umwandelnden Ursegmentstiele schwarz gehalten. 1.—8. Vornierenkanälchen stehen mit dem Sammelgang in Verbindung, 9.—11. Vornierenkanälchen sind nur rudimentär entwickelt. Kaudal vom 2.—7. Kanälchen legen sich Glomeruli an. Die Zahlen sind die Ordnungszahlen der einzelnen Vornierensegmente (das 1. Vornierensegment liegt im 4. Rumpfsegment). Sekundäre Nephrostomalkanälchen sind noch nicht angelegt.

Fig. 121b. Querschnitt durch das 8. Urnierensegment eines Embryos von Hypogeophis rostratus. Nach BRAUER (1902). Das Segment besteht aus dem 11. Ursegmentstiel, der sich sowohl von dem Ursegment als von der Seitenplatte losgelöst hat, und dem 8. Hauptkanälchen, welches in den primären Harnleiter mündet. Die Zellen des Ursegmentstieles beginnen sich abzuflachen.

schriebenen Berührungs- oder Verbindungsstelle zwischen Vornierenkämmerchen und Seitenplatte, hauptsächlich auf Kosten des Vornierenkämmerchens, indem eine Ausstülpung des Vornierenkämmerchens auf die Leibeshöhle zuwächst und in dieselbe durchbricht. Die Lichtung des Nephrostomalkanälchens bleibt immer eng. Die auskleidenden Zellen sind zylindrisch und besitzen je eine Geißel, welche in der Richtung gegen das Kämmerchen schlägt, das flimmernde zylindrische Epithel setzt sich sowohl auf die Leibeshöhle als auf das Vornierenkämmerchen eine Strecke weit fort. Im 1. Vornierensegment fehlt das Nephro-

stomalkanälchen, hier bleibt die Vornierenkammer in weiter offener Verbindung mit der Leibeshöhle. Da so eine Grenze zwischen Leibeshöhle und Kammer fehlt und die Kammer vollständig in die Leibeshöhle mit einbezogen wird, mündet das Hauptkanälchen des 1. Segmentes scheinbar direkt in die allgemeine Leibeshöhle. Dadurch wird das 1. Vornierensegment den übrigen nicht gleichwertig.

Alle drei Bestandteile, Hauptkanälchen, inneres Vornierenkämmerchen und Nephrostomalkanälchen bilden ein Vornierensegment. Von keinem anderen Wirbeltierembryo sind so typisch gebaute Vornierensegmente bekannt, wie von den Gymnophionen.

Weitere Ausbildung der Vorniere.

Die Hauptkanälchen beginnen ein lebhaftes Längenwachstum und müssen sich infolgedessen falten. In der voll entwickelten Vorniere kann man an ihnen vier Abschnitte unterscheiden, erstens ein aufsteigendes Stück, welches von der lateralen Wand der Vornierenkammer, und zwar nahe der ventralen hinteren Ecke, mit einem Trichter entspringt (Vornierenkammertrichter des Hauptkanälchens), zweitens ein im vorderen dorsalen Abschnitt des Vornierensegmentes horizontal liegendes Verbindungsstück, drittens eine hufeisenförmige Schleife und viertens das Endstück, welches in den Sammelgang resp. in den primären Harnleiter mündet. Während das 3. und die folgenden

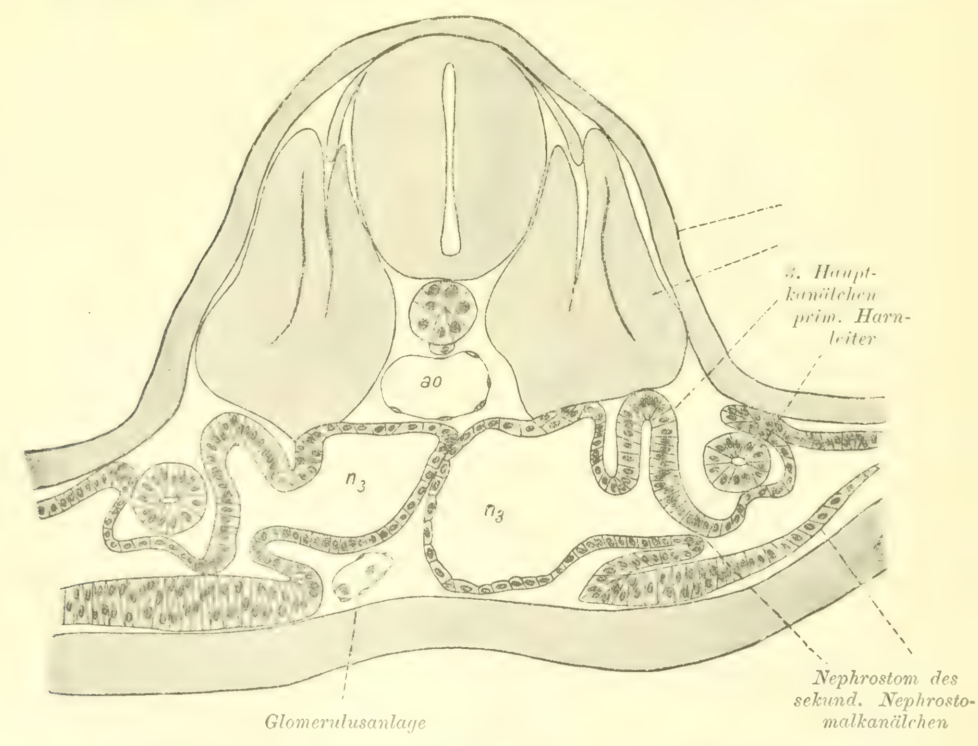


Fig. 122. Schematisierter Querschnitt eines Hypogeophisembryos mit 44 Ursegmentpaaren durch das 6. Ursegment. Aus Brauer (1902). Die Vornierenkammer wird durch die medianwärts vorwachsende Splanchnopleura dorsalwärts verlagert. n_3 = 3. inneres Vornierenkämmerchen.

Vornierenhauptkanälchen sich in den entsprechenden Segmenten ziemlich gleichmäßig ausdehnen, ja noch in die Nachbarsegmente übergreifen, so daß die Windungen des einen Kanälchens sich zwischen die Windungen der benachbarten einschieben, aber sich sehr selten mit diesen verbinden, wachsen das 1. und 2. Kanälchen besonders in kranialer Richtung aus. Was die histologischen Eigenschaften der einzelnen Hauptkanälchenabschnitte anbetrifft, so haben wir im ersten Abschnitt bei enger Lichtung schmale, zylinderförmige Zellen, jede Zelle mit einer Geißel versehen, welche gegen den primären Harnleiter zuschlägt; im zweiten Abschnitt wird die Lichtung unvermittelt weit, die Epithelzellen höher und breiter, ihr Protoplasma weist durch die ganze Länge der Zellen eine Stäbchenstruktur auf, zeigt an der Außenseite einen Bürstenbesatz und enthält zahlreiche gröbere und feinere, durch Eosin stark färbbare, Einlagerungen, wahrscheinlich Sekretkörner, die Kerne liegen nahe der Basis, Geißeln sind nicht vorhanden; im dritten und vierten Abschnitt finden sich kleine Zellen mit Bürstenbesatz und Stäbchenstruktur, die Kerne liegen in der Mitte, die größeren Sekretkörner fehlen.

Die inneren Vornierenkämmerchen liegen anfangs medial zu der Seitenplatte, später bei Embryonen mit 38 Ursegmentpaaren beginnt aber die Splanchnopleura der Seitenplatte sich unter der Vornierenkammer mit einer Falte medianwärts vorzuschieben und drängt so jedes Vornierenkämmerchen dorsalwärts, daß es in gleiche Höhe mit dem Hauptkanälchen und dem primären Harnleiter zu liegen kommt (Fig. 122). Die hauptsächliche Weiterentwickelung des Vornierenkämmerchens besteht in einer gewaltigen Ausweitung, mit derselben geht Hand in Hand eine Abflachung der bisher kubischen Wandzellen, mit Ausnahme der Stelle, wo das Hauptkanälchen mündet (Fig. 121b). Jedes voll ausgebildete Vornierenkämmerchen hat im allgemeinen die Form eines achtwandigen Raumes. Da die Erweiterung der einzelnen Vornierenkämmerchen eine ganz außerordentliche ist, decken sich in der fertig entwickelten Vorniere die einzelnen Vornierenkämmerchen dachziegelartig ohne jedoch miteinander in Verbindung zu treten, solange die Vorniere auf der Höhe ihrer Entwickelung steht (Fig. 123). Bei Ichthyophis glutinosus dagegen sollen die Vornierenkämmerchen der funktionierenden Vorniere untereinander zu einem einzigen Hohlraum zusammenfließen (Semon 1891), wir hätten es dann mit der Bildung einer inneren Vornierenkammer zu thun, doch erscheinen die Angaben Semon's nicht unbedingt zuverlässig.

Die Vornierenkammertrichter des Hauptkanälchens und des Nephrostomalkanälchens können in ihrem ursprünglichen Lageverhältnis bleiben, d. h. völlig getrennt sein, oder sie können, und das ist die Regel, sich derartig verschieben, daß sie zu e i n e m Trichter verschmelzen; vertieft sich dann dieser gemeinsame Trichter, so entsteht ein kurzer Kanal, das Nebenkanälchen, der von dem Vornierenkämmerchen wegführt und sich dann weiterhin in Hauptkanälchen und Nephrostomalkanälchen teilt.

Die Glomeruli der Vorniere entstehen bei Embryonen mit 29 Ursegmentpaaren als Aussackungen der Aorta, die intersegmental und immer zwischen zwei Vornierenkammern gelegen sind (Fig. 123). Anfangs sind diese Aussackungen quer gerichtet und von geradem Verlauf, später winden sie sich, verzweigen sich und verbreiten sich entlang den Wänden des Vornierenkämmerchens, hauptsächlich über

die vordere, die mediale und die ventrale, niemals über die laterale Wand. Aus dem Geflecht des Glomerulus führt ein Vass efferens zu dem Venengeflecht, das die Kardinalvene zwischen den Windungen der Kanälchen bildet.

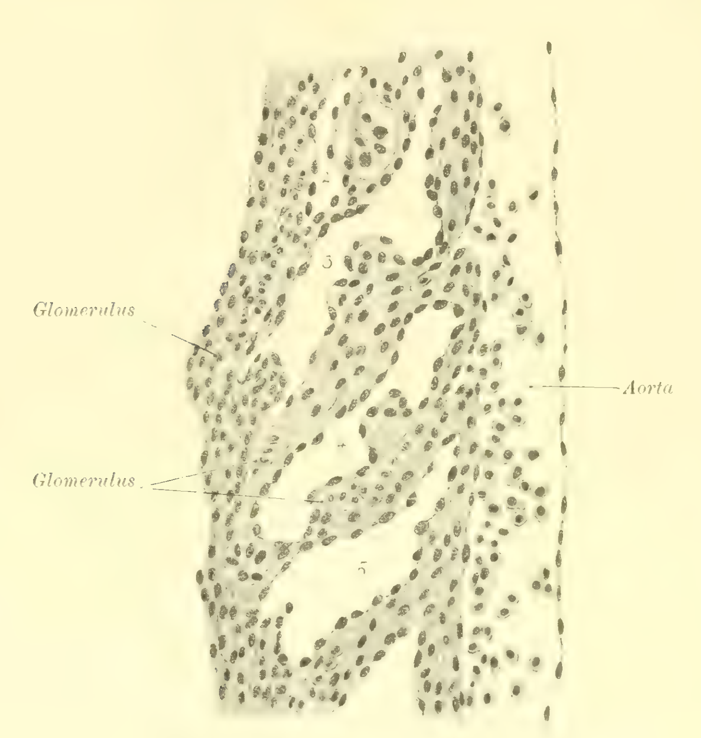


Fig. 123. Längsschnitt durch das 2.—5. Vornierenkämmerchen eines Hypogeophis rostratus. Nach Brauer (1901). Zwischen die sich dachziegelförmig deckenden Vornierenkämmerchen entsendet die Aorta eine Reihe segmental angeordneter Aeste, aus denen sich die Glomeruli der Vorniere entwickeln. Die Vornierenkämmerchen sind durch die Zahlen *2—5* bezeichnet.

Vornierenkapsel.

Die Vornierenkapsel entsteht bei Embryonen mit 29 Ursegmentpaaren aus einer Falte der Somatapleura der Seitenplatte.

Rückbildung.

Die Rückbildung der Vorniere beginnt bei Hypogeophis rostratus, wenn die Urniere sich zum größten Teil ausgebildet hat, und ist vollendet, bevor die Gesamtentwickelung des Tieres abgeschlossen ist. Bei Larven von Siphonops (Spengel 1876) und Coecilia compressicauda (Peters 1875) war keine Spur einer Vorniere nachzuweisen, dagegen zeigte ein geschlechtsreifes Männchen von Siphonops thomensis ein stattliches Rudiment einer Vorniere, sie bestand aus unregelmäßig verästigten Schläuchen, welche keine offene Verbindung mehr mit der Leibeshöhle besaßen.

Was die genaueren Angaben anbetrifft, so zieht sich zunächst der primäre Harnleiter aus der Vorniere zurück, die Hauptkanälchen,

die mit ihm in Verbindung sind, müssen ihm folgen, und diese wieder ziehen mit Hilfe der Nebenkanälchen an den Vornierenkämmerchen. Die Vornierenkämmerchen ihrerseits sind aber durch ihre Gefäße an die Aorta festgeheftet und können nicht nachgeben, infolgedessen lösen sie sich von den Hauptkanälchen. Letztere verlieren ihre Lichtung, die histologischen Unterschiede im auskleidenden Epithel verwischen sich, dann zerfallen sie in einzelne Stücke und werden resorbiert. Die Vornierenkämmerchen werden später nachträglich

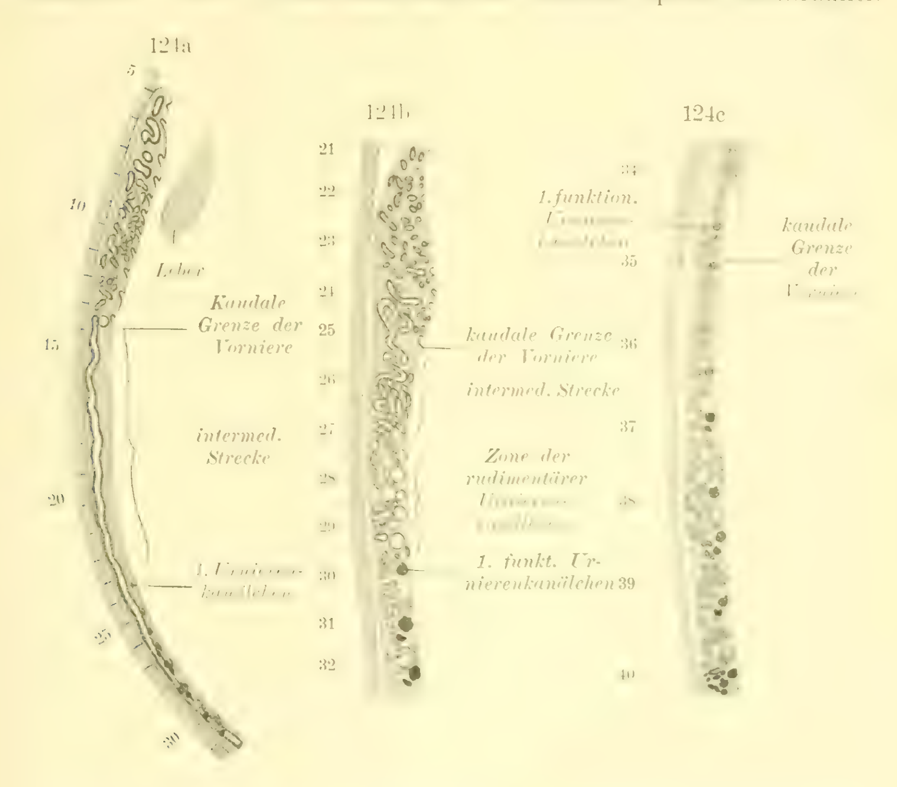


Fig. 124a, b, c. Kombination aus mehreren Längsschnitten durch verschieden alte Hypogeophislarven. Nach Brauer (1902).

a. Die Vorniere beginnt sich zurückzubilden, sie liegt im 6.—14. Segment, das 1. Urnierenkanälchen liegt im 24. Segment, die intermediäre Strecke zwischen Vorniere und Urniere ist 9 Segmente lang. Vergrößerung ca. 23fach.

b. Die Vorniere liegt im 21.—25. Segment, im 28. und 29. Segment liegen Reste rudimentärer Urnierenkanälchen, das 1. funktionierende Urnierenkanälchen liegt im 30. Segment, die intermediäre Strecke ist 2. resp. 4 Segmente lang. Vergrößerung ca. 28fach.

c. Die Vorniere liegt im 34. und 35. Segment. Das 1. funktionierende Urnierenkanälchen liegt im 35. Segment. Eine intermediäre Strecke existiert nicht mehr.

nach hinten geschoben, verlieren ihre scharfe Umgrenzung und brechen zum Teil ineinander durch, schließlich stellen sie nur dichte Zellenmassen unter der Aorta dar, welche verschieden gefaltete Hohlräume ohne scharfe Grenzen aufweisen. Die sekundären Nephrostomalkanälchen werden gleichfalls zurückgebildet, die Zahl ihrer Leibeshöhlentrichter nimmt durch Rückbildung und gegenseitige Ver-

schmelzung ab, sie bleiben aber viel länger unverändert als die Hauptkanälchen.

Vor und mit Rückbildung der Vornierensegmente kommt es zu einer Konzentrierung und Kaudalisierung (Wheeler 1899) der ganzen Vorniere und dadurch zur Verkürzung und endlich Aufhebung des Zwischenraumes zwischen Vorniere und Urniere (Fig. 61a, b, c). Die Kaudalisierung der Vorniere ist derartig, daß ihre vordere Grenze in das 35. Segment gelangt, während sie ursprünglich im 4. lag. Durch diese Kaudalisierung gelangt die Vorniere schließlich in das Bereich der Urniere, die ursprünglich im 24. Segment beginnt und dann allerdings bis zum 36. Segment zurückgebildet wird. Es ist deshalb ein Ding der Unmöglichkeit, bei ausgebildeter Urniere und in Rückbildung begriffener Vorniere ein Urteil über das Nebeneinandervorkommen von Urniere und Vorniere abzugeben oder gar auf dieses Nebeneinandervorkommen weitgehende Schlüsse zu bauen.

Amnioten.

Allgemeines.

Die Amnioten entwickeln eine Vorniere, eine Urniere und eine Nachniere. Die Nachniere stellt das bleibende Harnorgan dar; die Urniere kommt bei den Reptilien und Vögeln zur Funktion, bei den Säugern ist ihre Thätigkeit als Harnorgan zweifelhaft; die Vorniere bleibt soweit bis jetzt die Untersuchungen reichen, bei allen Amnioten rudimentär und besteht nur kurze Zeit, ihre Entwickelung ist infolgedessen eine ganz unvollständige. Die Reduktion der Vorniere der Amnioten kann nicht in Zusammenhang gebracht werden mit der Organisationsstufe, welche das erwachsene Tier erreicht, weil die gleiche Reduktion bei bedeutend tiefer stehenden Wirbeltieren, den Selachiern, gefunden wurde; wohl aber ist sie in Zusammenhang zu bringen mit der Organisationsstufe, auf welcher der Embryo das Ei verläßt oder geboren wird. Rabl (1896) macht darauf aufmerksam, daß sich eine gut entwickelte Vorniere bei allen denjenigen Formen findet, die als Larven oder in unreifem Zustande das Ei verlassen; sie alle haben das eine gemeinsam, daß sie vorzeitig zu einem selbständigen Leben gezwungen werden, ehe eine Urniere in Thätigkeit tritt, sie sind infolgedessen zur Harnausscheidung nur auf ihre Vorniere angewiesen, welche dementsprechend ausgebildet werden muß. Die Selachier dagegen verlassen das Ei in einem Zustand, der sich von dem des erwachsenen Tieres nicht mehr weit entfernt; ihre Urniere ist bei Beginn eines selbständigen Lebens vollständig funktionsfähig, es liegt kein Grund vor, die Vorniere besonders auszubilden. Aehnlich verhalten sich die Amnioten, bei ihnen ist im Moment des Ausschlüpfens aus dem Ei oder bei der Geburt die Nachniere meist schon entwickelt und kann sofort in Thätigkeit treten; müßte ferner das selbständig lebende Tier auf ein embryonales Harnorgan zurückgreifen, so wäre das selbstverständlich die Urniere und nicht die Vorniere; an der Erhaltung der Vorniere besteht somit kein Interesse.

12. Vorniere der Reptilien.

Mutterboden.

Das Gesamtexkretionssystem der Reptilien nimmt seinen Ausgangspunkt von den Ursegmentstielen, und zwar in der Höhe des 5.—33.

(das ist das neben der Kloake gelegene) Segmentes. Die Ursegmentstiele entwickeln sich gleichzeitig mit den Ursegmenten in kranio-kaudaler Richtung. Anfangs stellen sie nur solide Verbindungen zwischen den Segmenten und der Seitenplatte dar, lassen aber trotzdem noch eine Zusammensetzung aus Somato- und Splanchnopleura erkennen. Dann treten in ihnen gleichzeitig zwei Prozesse auf, die aber mit verschiedener Schnelligkeit und verschieden weit schwanzwärts fortschreiten, 1) die Ablösung von Seitenplatte und Ursegment und 2) die Gewinnung einer bläschenförmigen Lichtung. Bei der Abschnürung bleiben die Ursegmentstiele mit den Ursegmenten längere Zeit als mit der Seitenplatte in Verbindung, mit Ausnahme des 5. Segmentes, das bei Lacerta agilis (Hoffmann 1889) die Verhältnisse gerade umgekehrt zeigt. Die Bildung der bläschenförmigen Lichtung beginnt in dem 5. Ursegmentstiel, also dem Segment, in welchem das erste Vornierenkanälchen auftritt, schreitet kaudalwärts fort und wandelt die Stiele zu den sogen. Segmentalbläschen um. Im 5.—8. Segment erfolgt diese Umwandlung vor, vom 9. Segment ab nach Ablösung der Stiele von den Ursegmenten und der Seitenplatte; in den letzten von der Kloake gelegenen Segmenten kommt es überhaupt nicht mehr zu einer Aushöhlung der Stiele, dafür verschmelzen sie in ihnen zu einem kontinuierlichen Strang, dem nephrogenen Gewebsstrang (v. Mihalkovics 1885, Schreiner 1902). Die ersten Bläschen treten bei Embryonen von Lacerta muralis mit 10 Ursegmentpaaren auf, bei Embryonen mit 12 Ursegmentpaaren sind schon 5 Bläschen im 5. bis 8. Segment, bei Embryonen mit 14 Ursegmentpaaren 8 Bläschen im 5.–12. Segment entwickelt (Weldon 1883). Bei Lacerta agilis besitzen Embryonen mit 8–9 Ursegmentpaaren 4 Bläschen im 5. bis 8. Segment (v. Mihalkovics 1885) und bei Embryonen mit 19 Ursegmentpaaren 18 Bläschen (Strahl 1886). Ob der ganze Ursegmentstiel oder nur Teile desselben in die Bläschen übergehen, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen, doch scheint es, daß das erstere der Fall sein wird. Diese Bläschen entsprechen, da sie erweiterte Teile der Ursegmentstiele sind, inneren Vornierenkämmerchen, sie sind also denen der Anamnier homolog.

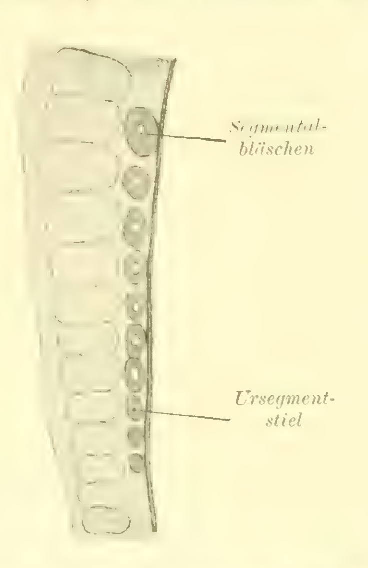


Fig. 125. Sagittalschnitt eines Embryos von Lacerta agilis, dem Eileiter entnommen. Nach Braun (1878). Vergrößerung 72:1. Die Ursegmentstiele haben sich vollständig von den sekundären Ursegmenten und der Seitenplatte abgelöst und beginnen sich in kranio-kaudaler Richtung in Segmentalbläschen umzuwandeln. Die 10 in der Figur dargestellten Segmentalbläschen entsprechen in ihrer Lagerung noch den 10 sekundären Ursegmenten.

Zeit und Ort der Anlage.

Der Beginn der Vornierenanlage ist erst auf den Zeitpunkt anzusetzen, wo die Entwickelung der Hauptkanälchen beginnt. Auch hier

stellt die Entwickelung der Segmentalbläschen zunächst nichts für die Vorniere Charakteristisches dar, weil Segmentalbläschen auch in den Segmenten entwickelt werden, in welchen später keine Vorniere zur Ausbildung gelangt; erst die auftretenden Hauptkanälchen bringen das Spezifische. Sie treten bei Lacerta agilis gleichzeitig mit der Bildung der ersten Segmentalbläschen auf, also bei Embryonen mit 8—9 Ursegmentpaaren (v. Mihalkovics 1885); bei Schildkröten (Aromochelys und Platypeltis spinifer) in Embryonen von 2 bis 5 mm Länge und 9—15 Ursegmentpaaren (Gregory 1900).

Die Gesamtanlage ist außerordentlich kurz und erstreckt sich bei Lacertiliern über 6—8 Segmente, vom 5. bis zum 10., 11. oder 12. metotischen Ursegment (Weldon 1883, Hoffmann 1889, Rabl 1896), bei Schildkröten über höchstens 7 Segmente, 4—10. metotisches Ursegment, bei Tropidonotus natrix über 4—5 Segmente (Hoffmann 1889).

Art der Anlage.

Die Anlage der Hauptkanälchen tritt in Form einer segmentierten Falte oder einer Reihe segmentaler Ausstülpungen auf, welche entsprechend der kaudalen Hälfte eines Ursegmentes von den Ursegmentstielen resp. den Segmentalbläschen ausgehen (Hoffmann 1889, Rabl 1896, Gregory 1900), bei Schildkröten soll nach Gregory (1900) manchmal bereits in der ersten Anlage eine Dysmetamerie zu konstatieren sein.

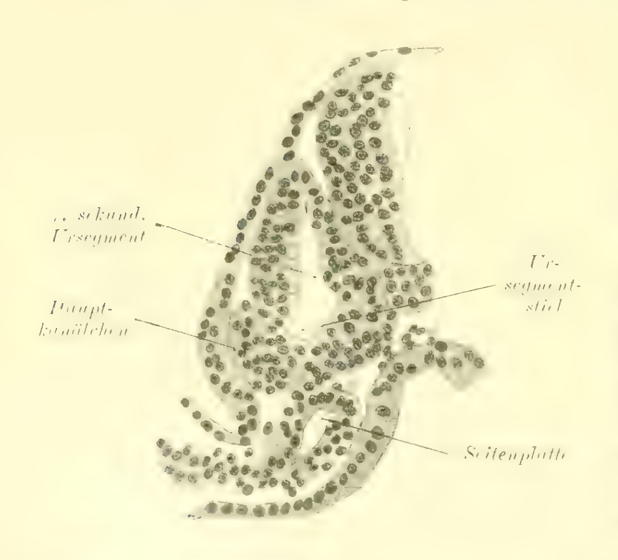


Fig. 126. Querschnitt eines Embryos von Anguis fragilis mit 15 Ursegmentpaaren durch die Mitte des 7. Ursegmentes. Nach Rabl (1896). Der Ursegmentstiel ist in Zusammenhang mit dem sekundären Ursegment, aber von der Seitenplatte getrennt, von ihm geht eine ektodermwärts gerichtete Verdickung aus, die Anlage eines Hauptkanälchens.

Sammelgang.

Der Sammelgang entsteht aus der Vereinigung der einzelnen Vornierenkanälchen, seine Lichtung durch Vorwachsen der von Anfang an vorhandenen Kanälchenlichtung in die Verbindungsstrecken. Bei Aromochelys und Platypeltis soll nach Gregory der Sammelgang ziemlichen Schwankungen unterworfen sein, bald beginnt er am ersten Vornierenkanälchen und nimmt alle Kanälchen auf, bald bleiben die am weitesten kranial gelegenen (bis zu 3 Kanälchen) unverbunden,

bald setzt sich der Sammelgang vom vorletzten Kanälchen aus in den primären Harnleiter fort.

Primärer Harnleiter.

Der primäre Harnleiter entsteht durch selbständiges Auswachsen des letzten Vornierenkanälchens nach hinten (Weldon 1883, v. Mihalkovics 1885, Strahl 1886, Hoffmann 1889). Das kaudal gerichtete Wachstum erfolgt entlang dem Ektoderm und in dichter Anlagerung an dasselbe, aber unabhängig sowohl von demselben als vom Mesoderm, nur durch Vermehrung des eigenen Zellmateriales (Braun 1878, Hoffmann 1889). Er entspricht also einem freien Endabschnitt des primären Harnleiters. Die Lichtung des Ganges tritt allmählich in kraniokaudaler Richtung auf und erfährt mit fortschreitender Entwickelung eine zunehmende Erweiterung (v. Mihalkovics 1885).

Bei einem Embryo mit 32 Ursegmentpaaren (Lacerta agilis) legt sich der Harnleiter mit seinem Endteil der dorsalen Wand der Kloake an. Bei einem Embryo mit 45 Ursegmentpaaren (Lacerta agilis) ist der Durchbruch in die Kloake erfolgt, er liegt in der Höhe des 33. Ursegmentes. Die Lage der Harnleitermündung in der dorsalen Kloakenwand bleibt bei den Sauriern, Ophidiern und Krokodilen gewahrt, während bei den Cheloniern (ob bei allen, ist noch nicht festgestellt) eine Aenderung eintritt, indem die Mündung schließlich ganz ventrolateral zu liegen kommt. Das Weitere siehe unter Entwickelung der Harnblase.

Filtratorischer Apparat.

Zur Zeit der Vornierenentwickelung besteht ein freier, in das Cölom vorspringender Glomerulus nicht (Braun 1878, v. Mihalkovics 1885, Hoffmann 1889). Ueber den später in dieser Gegend auftretenden freien Glomerulus werde ich im Abschnitt „Urniere" sprechen. Eine Vornierenkammer kommt gleichfalls nicht zur Bildung, dagegen schnürt sich später, wenn die Vorniere schon zurückgebildet ist, in der Vornierengegend der dorsale Teil der Leibeshöhle von der übrigen ab.

Rückbildung.

Die Rückbildung der Vorniere tritt schon sehr frühzeitig ein. Nach Hoffmann (1889) ist bei Lacerta agilis zur Zeit der Urnierenbildung von der ganzen Vorniere nur das erweiterte Ende des Sammelganges vorhanden; daß dieses nicht auch noch dem Involutionsprozeß anheimfällt, liegt in der Thatsache begründet, daß die Urniere in den gleichen Segmenten wie die Vorniere auftritt und daß dieser Teil des Harnleiters erst mit dem kranialen Abschnitt der Urniere zurückgebildet wird. Auch bei Aromochelys und Platypeltis tritt die Rückbildung der Vornierenkanälchen sehr früh ein, bei Embryonen von 6,5—7 mm Länge, wie lange sie andauert und ob sie mit totaler Rückbildung der Vorniere endigt, ist nicht zu bestimmen, da Gregory, von der die Angaben stammen, bei älteren Embryonen Vornieren- und Urnierenkanälchen nicht mehr unterscheiden konnte.

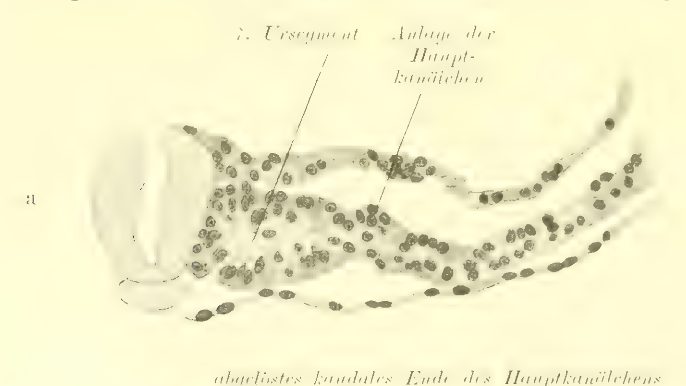
13. Vorniere der Vögel.

Mutterboden.

Auch bei den Vögeln geht die Bildung der Vornierenkanälchen von den Ursegmentstielen aus, welche vom 4. resp. 6. Ursegment ab zur typischen Ausbildung gelangen, in den 3 resp. 5 ersten Segmenten dagegen nicht scharf gegen das zugehörige Ursegment abgesetzt sind. Die Ausbildung der Ursegmentstiele geht insofern Hand in Hand mit der Entwickelung des Exkretionssystems, als sie sich nur in denjenigen Segmenten finden, in denen auch Harnkanälchen zur Ausbildung kommen; ihre typische Ausbildung erreichen sie aber erst gewöhnlich nach Anlage der Hauptkanälchen (Fig. 127a und Fig. 128b). Die Stiele sind entweder solid oder enthalten in ihrer Achse eine feine Spalte, welche wohl mit dem Cölom (KOWALEWSKY 1875, GASSER 1877, SIEMERLING 1882, RENSON 1884), aber nicht mit der Höhle des Ursegmentes zusammenhängt (Fig. 128b).

Zeit und Ort des Auftretens.

Die Anlage der Vorniere beginnt bei Embryonen mit 8—9 Ursegmentpaaren, sie tritt gewöhnlich mit einem Schlage in ganzer Ausdehnung auf oder erreicht wenigstens in ganz kurzer Zeit ihre definitive Ausbreitung. Die Gesamtanlage erstreckt sich im Hühnchen in maximo über 12 Segmente, und zwar von der hinteren Hälfte des 4. bis zum 15. Ursegment. Da es sich um ein rudimentäres Organ handelt,



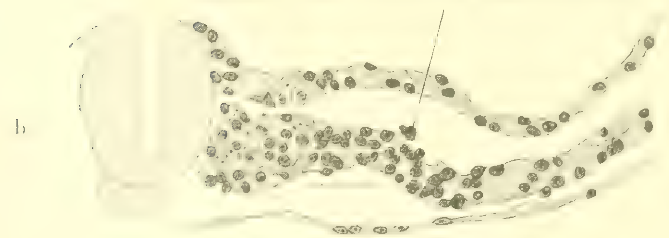


Fig. 127a u. b. Zwei Querschnitte eines Hühnerembryos mit 8 Ursegmentpaaren, der Schnitt der Fig. a durchschneidet die hintere Hälfte des 7. Ursegmentes, der Schnitt der Fig. b das Intervall zwischen 7. und 8. Ursegment. Vergr. ca. 195 : 1. In Fig. a ist die erste Anlage eines Hauptkanälchens im Zusammenhang mit der Somatopleura des noch nicht abgesetzten Ursegmentstieles, in Fig. b das abgelöste kaudale Ende desselben getroffen worden.

variiert einmal die vordere Grenze sehr stark (Keibel und Abraham 1900), — selbst in demselben Embryo können linke und rechte Seite verschiedene Verhältnisse zeigen — und zweitens tritt sehr früh eine Rückbildung der am weitesten kranial gelegenen Kanälchen ein, so daß es im einzelnen Falle schwer zu entscheiden ist, ob eine verkürzte oder bereits in Rückbildung begriffene Anlage vorliegt.

Art der Anlage.

Die erste Anlage der Vorniere besteht in der Ausbildung von Hauptkanälchen, welche aus einzelnen soliden, gegen das Ektoderm gerichteten Verdickungen der Somatopleura resp. des noch ungetrennten Mesoderms hervorgehen (Fig. 127a). Die einzelne Anlage geht entsprechend der hinteren Hälfte eines Ursegmentes von dem Ursegmentstiel, resp. dem demselben entsprechenden Mesodermabschnitt aus. Da die 12 Anlagen fast gleichzeitig auftreten, so schreitet die Entwickelung des Vornierensystems rascher kaudalwärts fort, als es die Segmentierung des Mesoderms thut, und die Folge davon ist, daß bereits Anlagen von Hauptkanälchen im noch unsegmentierten Mesoderm angetroffen werden: es betrifft dies aber stets nur die hinter dem 10. Ursegment gelegenen Anlagen, die Intervalle zwischen denselben entsprechen trotzdem der nachfolgenden Segmentierung, so daß später zwischen ihren Resten und den Segmenten die gleichen Verhältnisse wie in dem kranialen segmentierten Abschnitt herrschen.

Gleichzeitig mit der Anlage der Hauptkanälchen trifft man zuweilen in den unterliegenden Ursegmentstielen eine vorübergehende bläschenförmige Auftreibung der sonst in denselben vorhandenen Spalten an (Renson 1883). Ob wir es hier mit einer mehr zufälligen Erscheinung oder mit Bildungen zu thun haben, welche inneren Vornierenkämmerchen vergleichbar sind, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Die einzelne Anlage sitzt dem Ursegmentstiel mit breiter Basis auf, später löst sie sich an ihrem kaudalen Ende vom Ursegmentstiel ab, und wir bekommen solide Stränge, welche an ihrem kranialen Ende mit dem Ursegmentstiel in Verbindung sind, in ihrem übrigen Verlauf frei zwischen Mesoderm und Ektoderm liegen (Fig. 127b). Die einzelnen aufeinander folgenden Kanälchenanlagen sind dabei nicht in gerader Linie angeordnet, sondern das kaudale Ende jeder einzelnen liegt etwas weiter lateralwärts als das kraniale (Fig. 129).

Bei Embryonen mit 19 Ursegmentpaaren trennen sich die vordersten Ursegmente von der Seitenplatte, die Trennung erfolgt zwischen sekundärem Ursegment und Ursegmentstiel. Während der mediale Abschnitt des letzteren hierbei aufgelöst wird (Fig. 128c), bleibt der laterale mit der Seitenplatte in vollem Zusammenhang und wird zum Ergänzungskanälchen, damit ist das definitive Vornierenkanälchen gebildet. Währenddem ist in der Seitenplatte und dem Ergänzungskanälchen eine Lichtung aufgetreten, welche sich zunächst in das kraniale Ende des Hauptkanälchens hineinschiebt. Während das kraniale Ende des Kanälchens ausgehöhlt wird, wächst das solide Ende kaudalwärts weiter und trifft auf das nächstfolgende Kanälchen, an dem es zunächst vorbeiwächst, wobei es entweder dorsal oder lateral von demselben zu liegen kommt. In Fig. 128a b, c sind Schnitte durch das erste und zweite Vornierenkanälchen wiedergegeben, zwischen Hauptkanälchen und Ergänzungskanälchen ist in Fig. 128c keine deutliche Grenze mehr vorhanden, dagegen ist dieselbe in Fig. 128a noch

deutlich. In Fig. 129 ist eine Rekonstruktion eines Embryos mit 19 Ursegmentpaaren im Bereiche der Vornierenregion ausgeführt worden. Beide Seiten zeigen die Vornierenkanälchen verschieden weit entwickelt, auf der rechten Seite sind die 5 wiedergegebenen Vornierenkanälchen noch vollständig selbständig, auf der linken Seite haben wir sie untereinander zur Bildung des Sammelganges

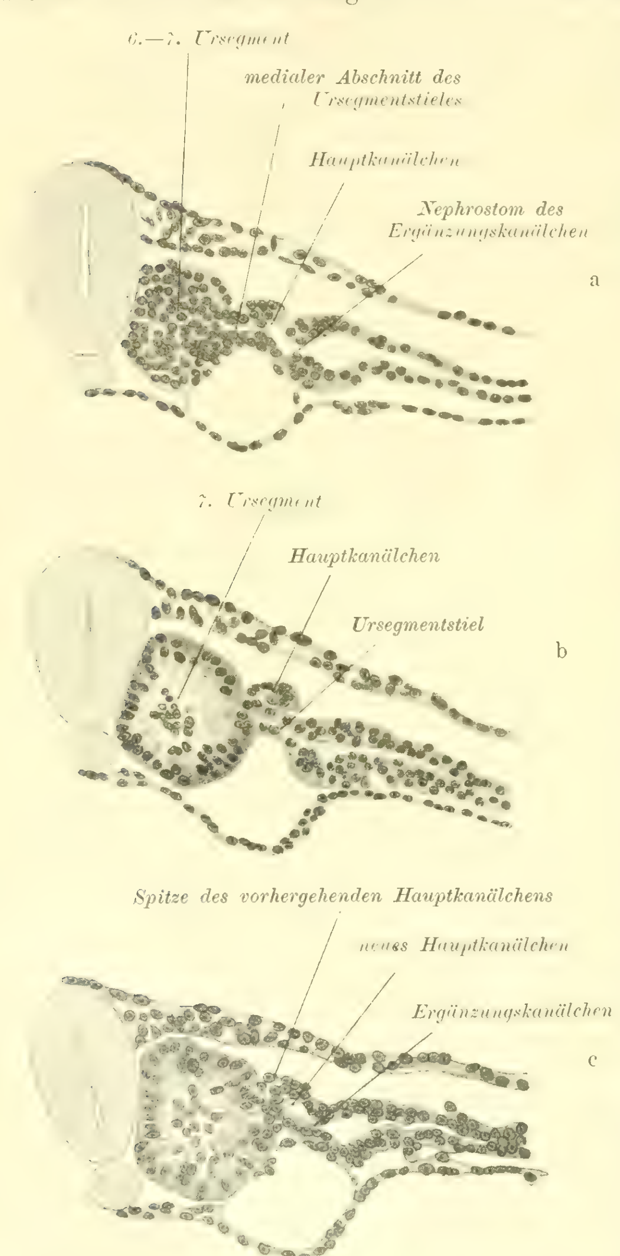


Fig. 128a, b, c. Drei Querschnitte durch das 7. Ursegment eines Hühnerembryos mit 19 Ursegmentpaaren. Vergröß. ca. 195:1. a geht durch die vordere Wand, c durch die Mitte desselben, die genaue Lage der Schnitte ist in Fig. 129 angegeben. Der Schnitt der Fig. a geht durch die Mitte des 1. Hauptkanälchens, das hier (siehe Fig. 129) ausnahmsweise ein 2. Nephrostom besitzt; man kann an ihm Haupt- und Ergänzungskanälchen noch gut unterscheiden; der Schnitt der Fig. b geht durch das noch solide Ende des 1. Hauptkanälchens, unter ihm ist ein deutlicher Ursegmentstiel ausgebildet; der Schnitt der Fig. c geht durch den Anfang des 2. Hauptkanälchens, über letzterem liegen 5 Zellen, welche das kaudale Ende des 1. Hauptkanälchens darstellen. Da hier der Ursegmentstiel sich vom sekundären Ursegment abzulösen beginnt, ist keine bestimmte Grenze zwischen Haupt- und Ergänzungskanälchen zu ziehen.

verschmolzen oder in Verschmelzung begriffen, dabei kann der Sammelgang ganz verschieden auftreten, indem er in den vordersten Segmenten bereits gebildet ist, während in den hinteren noch nicht einmal

Kanälchenanlagen aufgetreten sind, oder er kann erst auftreten, wenn sämtliche Anlagen vorhanden sind. Ein selbständiges kaudalwärts

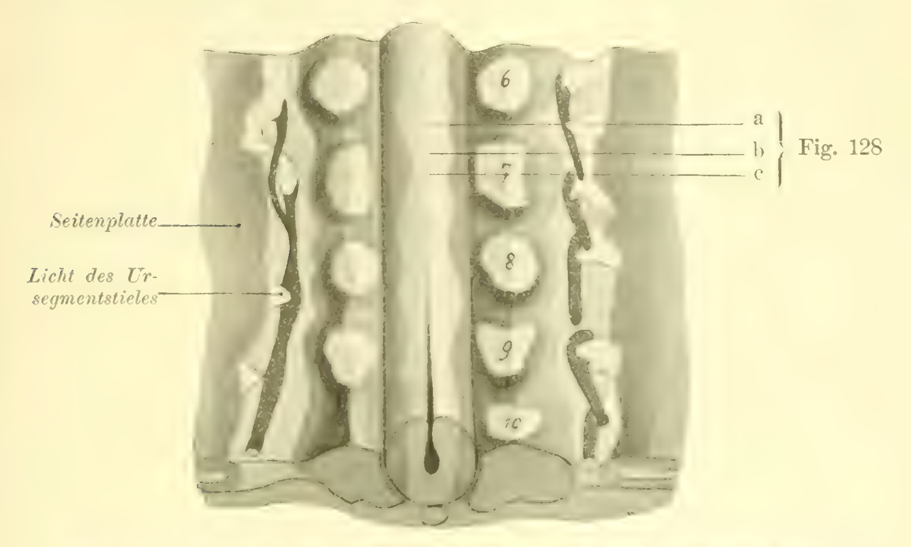


Fig. 129. Rekonstruktion des Medullarrohres und der Mesodermgebilde eines Hühnerembryos mit 19 Ursegmentpaaren im Bereiche des 6.—10. Ursegmentes, die Ordnungszahlen derselben sind in die Ursegmenthöhlen eingetragen. Die Ursegmentstiele sind in hellerem Farbton gehalten als Ursegmente und Seitenplatte, ihre segmental (bis auf eine) auftretenden Lichtungen sind ausgespart worden, sie dringen ein Stück weit in die Hauptkanälchen ein. Auf der linken Seite sind die Hauptkanälchen zur Bildung des Sammelganges verschmolzen.

gerichtetes Wachstum des frühzeitig entwickelten Sammelganges wurde nicht beobachtet. Er entsteht bis zum 15. Segment lediglich aus der Verschmelzung der einzelnen Hauptkanälchen.

Primärer Harnleiter.

Vom 15. Ursegment an, in welchem das letzte Vornierenkanälchen gebildet wird, wächst der Sammelgang selbständig kaudalwärts aus und wird dadurch zu dem primären Harnleiter. Seine Verlängerung bis zur Kloake erfolgt ohne irgend welche Teilnahme weder des Ektoderms noch des Mesoderms, lediglich durch Vermehrung seiner eigenen Elemente: nach unserer Definition haben wir diesen Harnleiterabschnitt als freien Endabschnitt zu bezeichnen. Zwischen der 63. und 66. Stunde der Bebrütung, bei Embryonen mit 32—37 Ursegmentpaaren (v. Mihalkovics 1885, Keibel u. Abraham 1900, Schreiner 1902) erreicht der Harnleiter die Kloake an ihrer lateralen Seite und bricht bei Hühnerembryonen mit 38—42 Ursegmentpaaren in der 70.—80. Bebrütungsstunde (Keibel u. Abraham 1900), bei Embryonen von Melopsittacus undulatus mit 34 und mehr Ursegmentpaaren (Abraham 1901) in dieselbe durch. Die Höhe der Mündung wechselt bei den einzelnen untersuchten Arten, beim Hühnchen erfolgt sie in der Höhe des 33. (Schreiner 1902) bis 34. (Sedgwick 1880) Segmentes, bei der Ente in der Höhe des 34.—35. Ursegmentes (Schreiner 1902), bei Larus ridibundus im 35. Segment (Schreiner 1902).

Die Lichtung des Sammelganges, welche im Beginn der Ent-

wickelung jeweilen entsprechend der Einmündung des Vornierenhauptkanälchens in das Ergänzungskanälchen vorhanden war, verschwindet zunächst wieder, so daß eine Zeitlang Sammelgang und auswachsender Harnleiter einen soliden Stab bilden, dann tritt frühestens bei Embryonen mit 20—22 Ursegmentpaaren eine neue Lichtung auf, zunächst diskontinuierlich nur hie und da, und zwar über die ganze Länge des Ausführungsganges verteilt, aber nicht den Segmenten entsprechend, später fließen die einzelnen Lichtungen zu einer einheitlichen zusammen, so daß bei Hühnerembryonen mit 25—26 Ursegmentpaaren (Keibel u. Abraham 1900) und Embryonen von Melopsittacus undulatus mit 28—29 Ursegmentpaaren (Abraham 1901) der Gang bis zu seinem blinden Ende durchgängig ist. Von diesem Zeitpunkt ab folgt jeweilen die Lichtung kontinuierlich dem Längenwachstum des Harnleiters.

Filtratorischer Apparat.

Die äußeren Glomeruli der Vorniere treten zu einer Zeit auf, wo die letztere bereits in Rückbildung und die Urniere schon angelegt ist. Sie wurden unabhängig von Gasser und Siemerling (1878/79), Balfour und Sedgwick (1878, 1880, 1881) entdeckt. Sie erscheinen zuerst bei Hühnerembryonen mit 30 Ursegmentpaaren (Sedgwick 1881) im Laufe des 3. Tages (Siemerling 1882, v. Mihalkovics 1885), bei Entenembryonen am 4. Tag (v. Mihalkovics 1885), bei Melopsittacus undulatus am 3. Tag bei Embryonen mit 25—26 Ursegmentpaaren (Abraham 1901). Sie sind bei Entenembryonen besser als bei Hühnerembryonen entwickelt (v. Mihalkovics 1885); die Zahl derselben ist eine wechselnde, aus Sedgwick's Angaben könnte man im ganzen auf 7 Anlagen äußerer Glomeruli schließen und zwar verteilen sich dieselben unregelmäßig auf das Gebiet des 11.—14. Ursegmentes. Mihalkovics (1885) giebt ihre Zahl bei Hühnchen und Enten auf 5—6 im Bereiche des 8.—12. Ursegmentes an, Renson (1883) zählt bei Hühnern 4—5, Janosik (1885) findet beim Hühnchen nur 3 Glomeruli, ebenso bei Taube und Wachtel, Soulié (1902b) sieht bei dem Wellensittig nur 3 deutliche Glomeruli. Diese Differenzen in den Zahlenangaben finden ihre Erklärung einmal in der großen Variabilität dieser Gebilde und zweitens in der Thatsache, daß einzelne oder mehrere Glomeruli miteinander verschmelzen können. Der Verschmelzungsprozeß kann so weit gehen, daß z. B. beim Hühnchen nur ein einziges großes Glomus zur Beobachtung kommt. Die Gefäßversorgung erfolgt durch segmental angeordnete Aeste der Aorta. Interessant werden die äußeren Glomeruli dadurch, daß sie eine große Unabhängigkeit von der Vorniere bekunden und daß sie zur Anlage kommen, wenn bereits Urnierenkanälchen bestehen. Da diese Urnierenkanälchen regelmäßig Malpighi'sche Körperchen entwickeln, so kommen in diesem Gebiet äußere Glomeruli der Vorniere und Malpighi'sche Körperchen der Urniere nebeneinander zur Erscheinung. Die äußeren Glomeruli können dabei mit denen der Malpighi'schen Körperchen verschmelzen und so besondere Gebilde erzeugen, die man als sog. Uebergangsglomeruli bezeichnet hat.

Eine weitere Beziehung zwischen Vorniere und Gefäßsystem liegt in dem Verhalten der Aorta descendens während der Vornierenentwickelung. Die Aorta ist im Bereich der Vorniere stark erweitert. Die Erweiterung beginnt gewöhnlich ziemlich unvermittelt kurz vor

der Anlage des ersten Hauptkanälchens, behält ungefähr, soweit die Vorniere reicht, die gleiche Weite bei und hört mit dem letzten Vornierenkanälchen oder kurz hinter demselben ebenso plötzlich auf. Daß diese Erweiterung der Aorta wirklich in Beziehung zur Vorniere steht, geht aus der allmählichen Entwickelung der ersteren konform mit der Vornierenentwickelung hervor und zweitens aus der Thatsache, daß Beginn und Erweiterung genau mit dem Beginn und Ende der Vornierenanlage variieren.

Rückbildung.

Die Rückbildung der Vorniere beginnt schon sehr frühzeitig. Bei Embryonen mit mehr als 35 Ursegmentpaaren (Sedgwick 1881) scheinen die Kanälchen mitsamt dem Sammelgang im Bereiche des 7.—11. Ursegmentes vollständig zu atrophieren. Die einzelnen Kanälchen lösen ihre Verbindung mit dem Sammelgang, dieser zerfällt in einzelne Stücke u. s. w. und wird resorbiert. Sehr lange bleiben manchmal die Nephrostome erhalten, so daß man noch an älteren Embryonen in der Vornierengegend völlig isolierte trichterförmige Einsenkungen des Cölomepithels antrifft. Am 4. Tage der Entwickelung sind von den Kanälchen keine Reste mehr vorhanden. Die Glomeruli beginnen am 7. Tag zu schrumpfen und sind bei 8—9 Tage alten Hühnchen geschwunden (v. Mihalkovics 1885). Am 6. Tage sind gewöhnlich keine Spuren der Vorniere, auch keine isolierten Nephrostome mehr nachweisbar (Siemerling 1882). Bei dem Wellensittig beginnt die Rückbildung der Vorniere bei 8,5 bis 9 mm langen Embryonen (Soulié 1902b). Glomeruli der Vorniere fand Abraham (1901) noch am 6. Tage der Entwickelung bei Embryonen mit ca. 50 Ursegmentpaaren.

14. Vorniere der Säugetiere.

Mutterboden.

Ueber Entwickelung und Ausbildung der Ursegmentstiele ist bei den Säugetieren wenig bekannt, und das Wenige besteht nur aus Bruchstücken, trotzdem müssen, wie aus der Entwickelung der Vorniere hervorgeht, hier Ursegmentstiele in ähnlicher Form, wie bei den übrigen Wirbeltieren, angelegt werden. Genauer bekannt sind nur die späteren Schicksale der Ursegmentstiele, die ich bei der Entwickelung der Urniere besprechen werde.

Zeit und Ort der Anlage.

Die thatsächliche Existenz einer Vorniere bei Säugern ist durch Rabl (1896) festgestellt worden; was in früheren Arbeiten als Vorniere beschrieben ist (Renson 1883 u. a.) konnte ebenso gut als kranialer Abschnitt der Urniere gedeutet werden, erst durch Rabl's Arbeit haben alle früheren Angaben über die erste Entwickelung des Säugetierexkretionssystems Wert gewonnen und können in einheitlichem Sinne verwendet werden. Die ersten Spuren der Vorniere finden sich bei Kaninchen am Ende des 8. und Beginn des 9. Tages der Entwickelung (Kölliker 1879,) und zwar bei Embryonen mit 5—6 Ursegmentpaaren (E. Martin 1888), bei Schafembryonen mit 6 Ursegmentpaaren (Bonnet 1888) und endlich bei Schweinembryonen 15 Tage 1 Stunde post coitum mit 5—6 Ursegmentpaaren (Keibel

1897). Die Gesamtanlage der Vorniere ist eine relativ lange, relativ zur Ausbildung ihrer Teile und der Dauer ihres Daseins. Bei den Kaninchen kann sie sich über höchstens 8 Segmente, vom 4.—11. Segment erstrecken, ich entnehme die Zahlen der E. Martin'schen Arbeit. die allerdings eine Vorniere überhaupt noch nicht kennt. Rabl (1896) findet eine sichere vordere Grenze der Vornierenanlage erst im 6. Segment, während Kölliker (1879) sie gleich Martin auf das 4. Segment fixiert. Beim Schaf kann man aus Bonnet's (1888) Angaben eine eventuelle Länge der Vornierenanlage von 6 Segmenten, und zwar vom 5.—9. Segment bestimmen.

Art der Anlage.

Die Anlage der Vorniere ist eine rudimentäre und ihr Bestand nur ein ganz kurzer. Es kommen wohl Hauptkanälchen zur Anlage, werden aber niemals hohl und können deshalb nie eine exkretorische Funktion gleich anderen Vornierenkanälchen ausüben. Ich schildere die erste Anlage nach Befunden an Kaninchenembryonen. Rabl (1896) beschreibt hier die sich entwickelnde Vorniere als einen Wulst, welcher aus den von den Ursegmenten abgelösten Ursegmentstielen hervor-

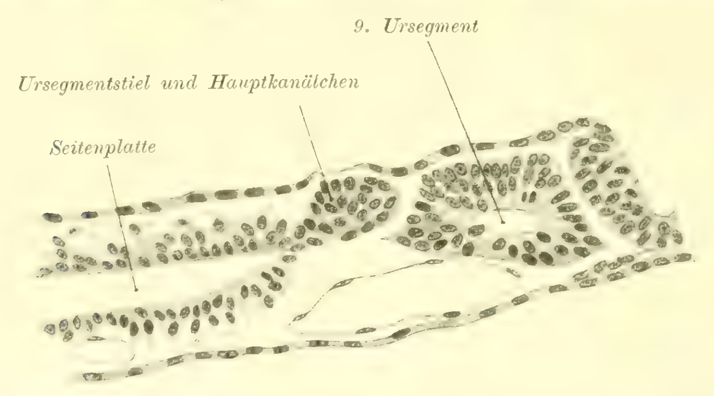


Fig. 130. Querschnitt eines Kaninchenembryos mit 10 Ursegmentpaaren in der Höhe des 9. Ursegmentes. Nach Rabl (1896). Der Ursegmentstiel ist vom Ursegment abgelöst, mit der Seitenplatte nur noch in lockerer Verbindung; er ist verdickt und gegen das Ektoderm vorgewölbt, eine Grenze zwischen Stiel und Neubildung ist nicht zu setzen.

geht, der Wulst ist bei einem Embryo mit 10 Ursegmentpaaren nicht scharf, aber auf Sagittalschnitten immerhin erkennbar, in eine Anzahl von Segmenten geteilt, von welchen jedes nach meiner Auffassung einem Ursegmentstiel, also einem Ergänzungskanälchen plus einem rudimentären Hauptkanälchen entspricht. Fig. 130 gibt den Wulst auf dem Querschnitt wieder, man sieht ihn zwischen Ursegment und Seitenplatte liegen, vom Ursegment getrennt, mit der Seitenplatte eben noch in Zusammenhang: daß er dorsal emporgewölbt ist, geht aus der Verdünnung des über ihm liegenden Ektoderms hervor. Jedes dieser rudimentären Vornierenkanälchen — ihre Zahl gibt Rabl nicht an — zieht bei einem Embryo mit 13 Ursegmentpaaren in schiefer Richtung von kranial und ventral nach kaudal und dorsal und legt sich dabei über das nächstfolgende Kanälchen hinweg. In den kranialen Vornierensegmenten erstrecken sich in den Vornierenwulst

feinere oder gröbere Spalten, welche direkt vom Cölom ausgehen (Martin 1888): ob es sich dabei nur um Lichtungen der Ursegmentstiele oder auch um Lichtungen handelt, die sich bis in das Hauptkanälchen erstrecken, ist nicht zu entscheiden, da Martin diese Spalten nicht abbildet. Im weiteren Verlauf verschmelzen die einzelnen Vornierenkanälchen untereinander zu einem soliden Strang, welcher kaudalwärts zum primären Harnleiter auswächst. Bei dem Verschmelzungsprozeß werden die rudimentären Kanälchen in der kaudalen Hälfte dadurch zurückgebildet, daß sich die verschmolzenen Anlagen restlos von der Seitenplatte ablösen, und es bleibt von der ganzen Anlage hier nur der Sammelgang übrig. In der kranialen Hälfte können die einzelnen Vornierenkanälchen sich etwas schärfer gegeneinander absetzen, der Sammelgang steht dann durch mehrere solide Stränge mit dem Cölomepithel in Verbindung (Renson 1883), an der Verbindungsstelle kann sich das Cölom mit kurzen Trichtern in die Basis der Stränge einsenken.

Beim Schafembryo eilt die Vornierenentwickelung — soweit man hier von einer solchen sprechen kann — der Segmentierung voraus (Bonnet 1888). Eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Vorniere findet sich nirgends mit Sicherheit nachgewiesen. Die Angaben Graf Spees (1886) erscheinen gegenüber den gegenteiligen Behauptungen Bonnet's (1888), Martin's (1888) und Rabl's (1896) unhaltbar.

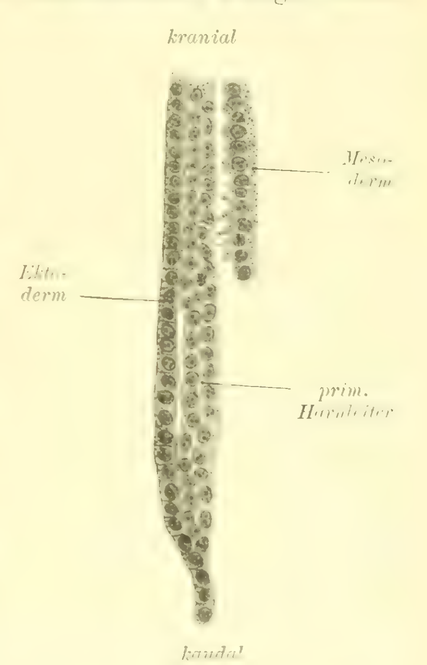


Fig. 131. Teil eines Sagittalschnittes durch einen Schafembryo mit 12 Ursegmentpaaren (17 Tage, 5 Stunden alt). Nach Bonnet (1891). Vergr. ca. 230:1. Es ist nur das kaudale Ende des primären Harnleiters und seine Verbindung mit dem Ektoderm gezeichnet.

Zum Schluß möchte ich noch hervorheben, daß selbst in der ganz rudimentären Säugervorniere sich alle typischen Bestandteile einer Vorniere: Hauptkanälchen, Ergänzungskanälchen und primäres Nephrostomalkanälchen, nachweisen lassen, ein äußerer Glomerulus kommt später hinzu.

Primärer Harnleiter.

Aus der Gesamtanlage der Vorniere geht nur diese und ihr Sammelgang hervor, der primäre Harnleiter entsteht unabhängig von der Gesamtanlage teils nach dem freien, teils nach dem ektodermalen Typus. Das distale Ende des Sammelganges wächst — wenigstens beim Kaninchen (Martin 1888) — eine Strecke weit frei zwischen Ektoderm und Mesoderm kloakenwärts und endigt bei Embryonen mit 12—13 Ursegmentpaaren mit ausgezogener Spitze, die weder mit dem

Ektoderm noch mit dem Mesoderm verwachsen ist. Im weiteren Verlauf legt sich dann der Sammelgang mit seinem hinteren Ende an das Ektoderm an und verschmilzt mit ihm unter Bildung einer allmählich auslaufenden Ektodermleiste. Die Länge der letzteren ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden, je nachdem die Abschnürung schnell oder langsam der Leistenbildung folgt. Sie ist lang beim Meerschweinchen (Graf Spee 1884, Keibel 1888), kurz bei Kaninchen (E. Martin 1888), Schaf (Bonnet 1888), Hund (Bonnet 1888), Schwein (Keibel 1897). Geleugnet wird die ektodermale Verdickung bei Hund und Katze von Fleischmann (1887) und bei dem Igel von Keibel (1888). Bei dem Menschen findet Keibel (1896) in dem 3 mm langen Embryo von His die primären Harnleiter im Ektoderm endigend, während ich (1896) bei dem H. Meyer'schen Embryo (1890) von 4.25 Länge, 21 Tage alt, den primären Harnleiter auf fast allen in Betracht kommenden Schnitten scharf gegen das Ektoderm abgegrenzt sah; die wenigen Schnitte, auf denen das nicht der Fall war, lagen nicht hintereinander. Damit stimmt die Thatsache überein, das H. Meyer (1890) selbst das hintere Ende des primären Harnleiters blind, frei und unabhängig vom Ektoderm fand.

Aus diesen Thatsachen geht wohl hervor, daß bei Säugetieren ein Längenwachstum des primären Harnleiters unter Beteiligung des Ektoderms erfolgt; ob diese Verlängerung ausschließlich auf Kosten des Ektoderms erfolgt, wie das einige Autoren wollen, ist eine andere Frage. Nach den Thatsachen, daß bei dem Kaninchen das vordere Ende des primären Harnleiters durch selbständiges Auswachsen des Sammelganges und bei dem Menschen das letzte Stück desselben kurz vor der Einmündung in die Kloake sicher nicht unter Beteiligung des Ektoderms entstehen, bin ich geneigt, neben dem Wachstum durch Beteiligung des Ektoderms ein selbständiges Wachstum des primären Harnleiters anzunehmen; die endgiltige Entscheidung muß der Zukunft überlassen bleiben.

Ueber die einzelnen Etappen des Längenwachstums habe ich keine Angaben gefunden. Der primäre Harnleiter wächst schneller kaudalwärts, als sich die Segmentierung ausbreitet, so daß das hintere Ende des Harnleiters bei Embryonen mit mehr denn 14 Ursegmentpaaren regelmäßig im Bereich des unsegmentierten Mesoderms gefunden wird.

Die Lichtung des primären Harnleiters tritt bei Hundeembryonen mit 20 Ursegmentpaaren an verschiedenen Stellen im Bereiche des unsegmentierten Mesoderms gleichzeitig auf. Durch allmähliche Konfluenz der in der Achse gelegenen Lichtungen und durch das Auftreten und Anschluß neuer Lichtungen kranial und kaudal von den zuerst angelegten wird allmählich der ganze Harnleiter ausgehöhlt (Bonnet 1887). Auch bei dem menschlichen Embryo von 3,0 mm N.-S.-Länge tritt nach Janosik (1887) die Lichtung gleichzeitig an verschiedenen Stellen auf. Bei Kaninchen fand sie E. Martin (1888) zuerst bei Embryonen mit 17 Ursegmentpaaren in der Gegend des 14. Ursegmentes, beim Schwein Keibel (1897), bei Embryonen von 17 Tagen post coitum, von 4,9 mm größter Länge und 22—23 Ursegmentpaaren.

Mündung des Harnleiters in die Kloake.

Die Einmündung des primären Harnleiters erfolgt in die Kloake, und zwar an der lateralen Seite derselben, verschieden nahe der

ventralen Wand, aber immer so, daß bei Aufteilung der Kloake in Harnblase und Sinus urogenitalis einerseits, Rectum anderseits seine Mündung an den Sinus urogenitalis geknüpft bleibt. Gegenteilige Angaben beruhen auf Untersuchungen nicht jung genug ausgewählter Stadien; die volle Klarheit in diesen Verhältnissen verdanken wir Keibel (1896), auf dessen Arbeit ich im Kapitel „Harnblasenentwickelung" des näheren eingehen werde. Bei dem Meerschweinchen erreichen die primären Harnleiter bereits am 18. Tage nach dem letzten Wurfe die Kloake, am 23.—24. buchten sie die Wand des Sinus urogenitalis in Gestalt zweier Papillen vor, enden aber noch blind, am 25. Tage ist der Durchbruch noch nicht erfolgt, erst am 30. Tage findet man freie Mündungen (Weber 1897). Beim Kaninchen bricht der primäre Harnleiter am 11. (Kölliker 1879) oder 12. Tage (Egli 1876) post coitum in den Sinus urogenitalis durch. Schreiner (1902) findet die Oeffnung fast regelmäßig im 31. Segment, nur einmal im 32. und zweimal im 30. Bei der Maus sind die primären Harnleiter bei Embryonen von 3,7 mm größter Länge noch nicht bis zu der Kloake gelangt (Weber 1897). Beim Schaf erfolgt die Verbindung bei Embryonen von 7 mm größter Länge (Riede 1887) und im Besitz von 19 Ursegmentpaaren (Bonnet 1887). Beim Hund endigt der primäre Harnleiter bei Embryonen 18 Tage, 4 Stunden post coitum mit 16—20 Ursegmentpaaren noch blind neben der Kloake (Bonnet 1887), beim Schwein kommen die primären Harnleiter bei Embryonen von 16 Tagen, 13 Stunden post coitum mit 25 Ursegmentpaaren der Kloake bereits sehr nahe, bei Embryonen von 17 Tagen, 12 Stunden post coitum und 29—30 Ursegmentpaaren liegen sie ihr dicht an und eröffnen sich bei Embryonen mit 30 Ursegmentpaaren in dieselbe (Keibel 1897). Beim Menschen wachsen die primären Harnleiter in Embryonen von 3,2 mm größter Länge bis zur Kloake vor (Keibel 1896) und gewinnen in Embryonen von 4,2 mm größter Länge ihre Ausflußöffnung in dieselbe (Keibel 1891).

Filtratorischer Apparat.

Ein äußerer Glomerulus ist erst nach erfolgter Rückbildung mit Sicherheit nachzuweisen, und zwar bei dem Menschen Janosik 1887) und bei dem Maulwurf (Tourneux u. Soulié 1903). Ein Abschluß des dorsalen Leibeshöhlenabschnittes zur Bildung einer äußeren Vornierenkammer findet nicht statt.

Rückbildung.

Die Vorniere fällt bereits kurz nach ihrer Anlage der Rückbildung anheim. Man findet an ihrer Stelle manchmal Cölomepithelverdickungen (Hund, Bonnet 1888) oder trichterförmige Einsenkungen (Maulwurf, Soulié 1902a) oder geschlossene Bläschen (Maulwurf, Soulié 1902a), welche dorsal von der Urniere liegen und unverändert bleiben, bis der Embryo eine Größe von 12 mm erreicht hat. Beim Menschen findet Janošik (1887) bei einem Embryo von 3 mm S.-S. Länge kranial vom primären Harnleiter zwei rudimentäre Kanälchen, von denen das vordere in der Höhe des Abganges des Ductus omphaloentericus liegt. Mac Callum (1902) beschreibt bei einem Embryo von 3,5 mm größter Länge und mit 19 Ursegmentpaaren den primären Harnleiter vom 6. Ursegment beginnend und im 9. Segment unter-

brochen, an seinem vorderen Ende steht er durch ein Ostium abdominale in offener Kommunikation mit der Leibeshöhle. Man braucht die Richtigkeit der gemachten Thatsachen nicht zu bestreiten und kann trotzdem ihre Deutung in Zweifel ziehen, da es sich bei allen diesen rudimentären Bildungen ebensogut um einen zurückgebildeten vordersten Abschnitt der Urniere handeln kann.

Auf jeden Fall ist sicher, daß die Vorniere unter normalen Verhältnissen restlos verschwindet.

Die Entwickelung der Urniere.

15. Allgemeine Entwickelung und Nomenklatur der Urniere.

Die Urniere oder Mesonephros (Primordialniere, Jacobson 1824, Wolff'scher Körper, Oken'scher Körper, falsche Niere, Rathke 1825) zeigt im Vergleiche zur Vorniere und Nachniere im Beginn und der Dauer ihres Entwickelungsprozesses bei den untersuchten Vertretern der einzelnen Wirbeltierklassen große Verschiedenheiten. Die Variabilität beider Faktoren läßt die Anlage der Urnierenkanälchen derartig voneinander abweichen, daß es in noch höherem Grade als bei der Vorniere zur Unmöglichkeit wird, einen allgemein gültigen Typus für sie festzustellen. Ich muß mich daher in der folgenden Uebersicht begnügen, zunächst die Schicksale der Ursegmentstiele bis zum Auftreten des Urnierenkanälchens innerhalb der Vertebratenreihe festzustellen (die Ursegmentstiele liefern ja, wie wir oben p. 85 festgestellt haben, den Mutterboden für die Urnierenkanälchen) und muß ich mich zweitens damit begnügen, zusammenzustellen, wie aus dem sich fortwährend ändernden Mutterboden die einzelnen Urnierenkanälchen zu verschiedenen Zeiten und infolgedessen in verschiedener Form hervorgehen; bei der Weiterentwickelung des einmal angelegten Urnierenkanälchens ist dann eine allgemein gültige zusammenfassende Darstellung möglich. Der Ursegmentstiel stellt das verschmälerte Verbindungsstück zwischen sekundärem Ursegment und Seitenplatte dar (siehe Fig. 42b p. 86), seine Lichtung geht auf der einen Seite in die Lichtung der Seitenplatte, die allgemeine Leibeshöhle, auf der anderen Seite in die des sekundären Ursegmentes über. Die Lichtung verhält sich bei den einzelnen Klassen verschieden, sie kann in maximo einen weiten Hohlraum, in minimo eine feinste Spalte darstellen, deren Anwesenheit nur durch die radiäre Anordnung der Zellen nachzuweisen ist. Vor Beginn der Urnierenentwickelung löst der Ursegmentstiel seine Verbindung mit dem sekundären Ursegment dadurch, daß seine dem letzteren zunächst gelegenen Zellen ihren festen Zusammenhang aufgeben und allmählich zu Mesenchymzellen werden, die sich durch nichts von den gleichartigen Zellen der Umgebung unterscheiden. Der Rest des Ursegmentstieles wird zu einem an seinem Ende blind geschlossenen Röhrchen, das wie eine Ausstülpung der Leibeshöhlenwand erscheint und früher als solche fälschlicherweise aufgefaßt wurde (siehe Fig. 146 p. 227). Dieses Stadium durchlaufen die Ursegmentstiele sämtlicher Vertebraten, auf ihm machen Halt die Selachier und wahrscheinlich die Petromyzonten. Während aber die Selachier die Röhrenform in ihrem Ursegmentstiel dauernd bewahren, und sie teilweise direkt in die Bildung des Urnierenkanälchens überführen, verschwinden die Ursegmentstiele der Petromyzonten vor

Beginn der Urnierenentwickelung dadurch, daß sie restlos in die allgemeine Leibeshöhlenwand aufgenommen werden.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung löst der Ursegmentstiel der übrigen Vertebraten auch seine zweite Verbindung, die mit der Seitenplatte resp. mit der Leibeshöhlenwand und zwar ganz in der gleichen Weise, wie er seine Verbindung mit dem Ursegment unterbrach. Der vollständig frei gewordene, durch Abgabe von Mesenchymzellen zum zweiten Male verkürzte Ursegmentstiel kann seine Zusammensetzung aus den 2 Blättern der Seitenplatte und damit seine Lichtung — wenn auch nur latent — bewahren, oder aufgeben. Das erste Verhältnis zeigen die Ursegmentstiele der Gymnophionen (Fig. 132) und teilweise die der Reptilien (kraniale Kanälchen) bei

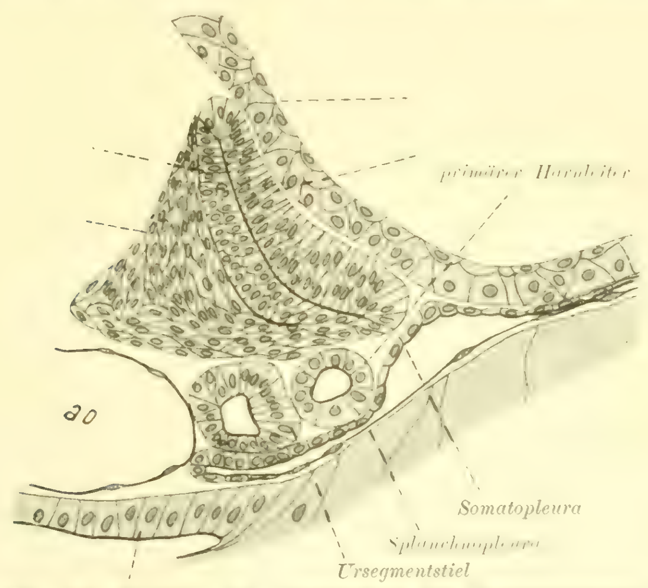


Fig. 132. Aus Brauer, Die Entwickelung der Exkretionsorgane der Gymnophionen, 1902.

Querschnitt eines Embryos von Hypogeophis rostratus in der Höhe des 29. Segmentes. Vergr. 240:1. Der von Ursegment und Seitenplatte abgeschnürte Ursegmentstiel bildet ein Zellbläschen mit weiter Lichtung.

Beginn der Urnierenentwickelung, das zweite Verhältnis die Ursegmentstiele teilweise der Reptilien (mittlere und kaudale Kanälchen), der Vögel und der Säuger: im ersteren Falle stellt der Ursegmentstiel ein Bläschen, S e g m e n t a l b l ä s c h e n , mit größerer (Reptilien) oder kleinerer Lichtung (Gymnophionen) dar, dessen Wand von einem einschichtigen, kubischen oder zylindrischen Epithel ausgekleidet wird, im zweiten Falle erscheint er als eine solide, meist konzentrisch geschichtete Zellkugel, welche vom Zentrum gegen die Peripherie immer lockerer geschichtet ist und dadurch allmählich in ihre Umgebung übergeht.

Die Abschnürung von der Seitenplatte kann früher oder später erfolgen, gewöhnlich sind es die kranial gelegenen Ursegmentstiele, die ihren Zusammenhang mit der Seitenplatte länger bewahren. Die Abschnürung kann sich manchmal so verzögern, daß der Ursegmentstiel

seine Zusammensetzung aus Somato- und Splanchnopleura bereits früher aufgegeben hat. Ferner können die hintereinander gelegenen Zellkugeln — namentlich die der späteren mittleren und kaudalen Urnierenregion — durch Vermehrung ihrer eigenen Elemente wachsen, mit Vorgänger und Nachfolger zusammenstoßen und schließlich zu einem einheitlichen Strang, dem nephrogenen Gewebsstrang, verschmelzen (teilweise Reptilien, teilweise Vögel und Säugetiere [s. Fig. 186 p. 291]). Dieser Vorgang ist insofern ein wichtiger, als mit ihm die Ursegmentstiele ihre Sonderexistenz und damit ihre metamere Anordnung aufgeben. Sobald in den Zellkugeln und dem nephrogenen Gewebsstrang die Anordnung in die 2 Blätter der Seitenplatte aufgehoben ist, kann man selbstverständlich nicht bestimmen, welches Blatt sich an dem eigentlichen Entwickelungsprozeß beteiligt. Die Zellkugeln sind durch Auflockerung ihrer Peripherie unscharf gegen die Umgebung abgegrenzt, sie erscheinen nur durch ihre konzentrische Schichtung und durch ihre dicht gefügte zentrale Partie als besondere Gebilde. Schreitet die Auflockerung von der Peripherie gegen das Zentrum vor, so verschwinden sowohl die konzentrische Schichtung als auch die dichtere Lagerung der Zellen in der Mitte der Kugel und damit ist der ehemalige Ursegmentstiel unserer Beobachtung entzogen, wir können ihn nicht mehr von dem umgebenden Mesenchymgewebe unterscheiden, er ist — wenn der Ausdruck erlaubt ist — latent geworden; in dieses latente Stadium gelangt der Ursegmentstiel bei den Ganoiden, wahrscheinlich den Dipnoërn, den anuren und urodelen Batrachiern.

Eine besondere Stellung nehmen auch hier die Teleostier ein; wir haben schon bei Besprechung der Vornierenentwickelung festgestellt, daß sie keine Ursegmentstiele bilden.

Die verschiedene Form des Mutterbodens von der Röhrchenform bis zur völligen Auflösung und Zerstreuung seiner Elemente bedingt einen völlig verschiedenen Entwickelungsgang des Urnierenkanälchens der einzelnen Vertebraten. Wie aber auch der Mutterboden gestaltet sein mag, es können sich aus ihm folgende Teile entwickeln: das Urnierenhauptkanälchen, das Urnierenkämmerchen, der Vorläufer der Bowman'schen Kapsel und das Urnierennephrostomalkanälchen. Alle drei Gebilde fasse ich im Begriffe des Urnierensegments zusammen.

Da Teile des Ursegmentstieles direkt in die Bildung eines Urnierensegmentes eintreten, wäre letzteres — wenigstens teilweise — in dem Ursegmentstiel vorgebildet, und wir stehen deshalb vor der Frage, auf welchen Zeitpunkt wir den Beginn der Urnierenentwickelung annehmen sollen. Ich setze ihn auf den Moment, wo sich aus dem Ursegmentstiele, sei er in Röhrenform, sei er als Zellkugel vorhanden, das Hauptkanälchen entwickelt: ich habe diese Grenze ausführlich bei der Entwickelung des Selachierurnierenkanälchens begründet. Wo der Ursegmentstiel als solcher nicht mehr vorhanden ist, sei es, daß aus ihm und seinen Nachbarn der nephrogene Gewebsstrang entstanden, sei es, daß er vollständig durch Auflösung in dem Mesenchymgewebe verschwunden ist, da ist die Festsetzung des Entwickelungsbeginnes selbstverständlich.

Die Frage nach der Herkunft des Hauptkanälchens ist mit Sicherheit nur bei den Selachiern zu beantworten, selbst bei Gymnophionen und Reptilien, wo die Verhältnisse nach den Selachiern noch am günstigsten liegen, ist das Untersuchungsergebnis nicht mehr einwandfrei: sobald der Ursegmentstiel sich auf beiden Seiten abgelöst hat,

stellt er ein kugeliges Gebilde dar, in dem man weder die Grenze von Somato- und Splanchnopleura nachweisen, noch eine eventuelle Drehung ausschließen kann. Das Hauptkanälchen der Selachier entsteht sicher durch eine Ausstülpung der Somatopleura des Ursegmentstieles, welche gegen den primären Harnleiter gerichtet ist (siehe Fig. 148 p. 228 u. Fig. 149 p. 228). Die Hauptkanälchen der übrigen Vertebraten, deren Ursegmentstiel eine Bläschenform besitzt, entstehen gleichfalls aus Ausstülpungen, nur ist bei ihnen die somatopleurale Herkunft derselben nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Wo 1) der Ursegmentstiel die Form der soliden Zellkugel angenommen hat, geht der Ausstülpung des Hauptkanälchens zunächst die Bildung eines Bläschens aus der Zellkugel voran, wo 2) die Ursegmentstiele zum nephrogenen Gewebsstrang verschmolzen sind, werden in ihm zuerst Zellkugeln und dann Zellbläschen entwickelt, bevor das Hauptkanälchen angelegt wird (siehe Fig. 181 p. 284), wo endlich 3) die Ursegmentstiele in Mesenchymgewebe aufgelöst sind, muß erst wieder das nephrogene Gewebe konzentriert und dann in ihm Zellkugeln und Zellbläschen hergestellt werden, ehe der betreffende Embryo zur Entwickelung des Hauptbläschens schreiten kann. Mit anderen Worten: Es findet eine Rückdifferenzierung des gleichsam zu weit entwickelten Ursegmentstieles statt und zwar soweit, bis er wieder das schon einmal durchlaufene Stadium des Zellbläschen erreicht, erst dann kann die Neubildung, die Anlage des Hauptkanälchens, einsetzen. Diese Rückdifferenzierung führt aber nur unter der Bedingung zu einer wirklich durchlaufenen Entwickelungsstufe zurück, daß die Ursegmenstiele als solche — gleichgültig in welcher Form — erhalten sind; wo die Ursegmentstiele zum nephrogenen Gewebsstrange verschmolzen sind oder sich in Mesenchymgewebe aufgelöst haben, geben sie ihre Sonderexistenz und mit dieser ihre Metamerie auf, eine verlorene Metamerie wird aber niemals wieder erworben, und es erscheinen hier infolgedessen die Urnierenkanälchen von Anbeginn an dysmetamer: bei der Erörterung der Dysmetamerie der Batrachier-Urniere werde ich auf diese Verhältnisse genauer eingehen.

Die Urnierenkanälchen, welche aus den erhalten gebliebenen Ursegmentstielen entstehen, zeigen als bestimmtes Charakteristikum die Metamerie, welche ihnen der Mutterboden aufzwingt: die Urnierenkanälchen, welche aus dem nephrogenen Gewebsstrang oder einem erst neu zu schaffenden nephrogenen Gewebe ihren Ursprung nehmen, besitzen dieses Charakteristikum nicht mehr und unterscheiden sich infolgedessen auch in nichts mehr von den Nachnierenkanälchen, welche, wie wir später hören werden, ebenso wie die Urnierenkanälchen, aus dem gleichen nephrogenen Gewebsstrang sich entwickeln. Halten wir an der althergebrachten Nomenklatur Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen fest, so sind nur die Kanälchen der ersten Gruppe als Urnierenkanälchen zu unterscheiden, während die Urnierenkanälchen der zweiten Gruppe sowohl Urnierenkanälchen als Nachnierenkanälchen sein könnten. Das Merkmal, das man sonst zur Unterscheidung zwischen Nachnierenkanälchen und Urnierenkanälchen benutzt, nämlich die Einmündung der ersteren in einen Ureter, die Einmündung der letzteren in den primären Harnleiter, ist nicht durchgehends zu gebrauchen, da, wie wir gleich hören werden, der Nachweis geliefert worden ist, daß auch Urnierenkanälchen durch besondere Ureteren ihre Verbindung mit dem primären Harnleiter gewinnen.

Gleichzeitig mit der Bildung des Hauptkanälchens erfolgt die Bildung des Urnierenkämmerchens. Auch dessen Entwickelung ist einwandfrei nur bei Selachiern zu verfolgen; es entsteht hier aus der gleichen Ausstülpung, welche auch das Hauptkanälchen liefert und ist sicher nur ein Produkt der Somatopleura. Die Bildung des Urnierenkämmerchens würde sich damit auffallend von der Bildung des Vornierenkämmerchens unterscheiden: das Vornierenkämmerchen ist — soweit bis jetzt unsere Kenntnis reicht — ein Umwandlungsprodukt des Ursegmentstieles selbst, der sich in Vornierenkämmerchen und primäres Vornierennephrostomkanälchen differenziert, das Urnierenkämmerchen entsteht aber aus einer Ausstülpung des Ursegmentstieles. Bei den übrigen Vertebraten entsteht das Urnierenkämmerchen gleichfalls aus einer Ausstülpung des Ursegmentstieles, sein Verhältnis zum Hauptkanälchen ist nicht sicher festzustellen. Das Urnierenkämmerchen stellt nur bei Selachiern ein kugelförmiges Bläschen dar, bei allen übrigen ist es am besten mit der Pfanne eines Suppenschöpflöffels zu vergleichen, deren Wandung doppelt ist und einen kleinen Hohlraum einschließt.

Das Nephrostomalkanälchen kommt in der Urniere als primäres und sekundäres vor. Ein primäres Nephrostomalkanälchen besitzen nur die Selachier (und vielleicht Triton cristatus), es entsteht hier aus dem ehemaligen lateralen Abschnitt des Ursegmentstieles, ganz ähnlich wie das primäre Vornierennephrostomalkanälchen. Insofern wären wir berechtigt, diesen lateralen Ursegmentabschnitt auch im Urnierengebiet ähnlich wie bei der Vorniere als Ergänzungskanälchen (Tubulus supplementarius) aufzufassen. Die genaue Darstellung der Selachier-Urniere wird aber ergeben, wie klein dieser Abschnitt des Ursegmentstieles ist, welcher in die Bildung des primären Nephrostomalkanälchens eintritt und daß auch dieses zum größten Teil aus der Ausstülpung des Hauptkanälchens seinen Ursprung nimmt. Alle übrigen Nephrostomalkanälchen (Ganoiden, Amphibien, Dipnoër, zum Teil) sind Neubildungen und deswegen als sekundäre Nephrostomalkanälchen zu bezeichnen.

Hauptkanälchen und Nephrostomalkanälchen münden in die Urnierenkämmerchen unter Ausbildung eines Trichters ein (Urnierenkammertrichter des Hauptkanälchens und des Nephrostomalkanälchens).

Ein ähnlicher Prozeß, wie wir ihn bereits bei der Vorniere beschrieben haben, kann zur Verschmelzung beider und zur Entwickelung eines Nebenkanälchens (Tubulus accessorius) führen.

Die Hauptkanälchen brechen zu verschiedenen Zeiten — relativ verschieden zum Stand ihrer Ausbildung — in den primären Harnleiter durch. Die Möglichkeit ist gegeben, daß bereits diesen primären Harnkanälchen Ausstülpungen des primären Harnleiters entgegenwachsen, diese Ausstülpungen sind allerdings, wo sie vorkommen (Vögel), außerordentlich gering entwickelt.

Die weitere Differenzierung des angelegten Urnierenkanälchens besteht einmal in der Umwandlung des Urnierenkämmerchens zur Bowman'schen Kapsel und in der Entwickelung eines Glomerulus, zweitens in einem Längenwachstum und infolge desselben in einer Schlängelung des Hauptkanälchens; da ein Teil des Hauptkanälchens gerade bleibt, kommt es zur Ausbildung von zwei verschiedenen Ab-

schnitten des Hauptkanälchens, einem größeren gewundenen, dessen auskleidendes Epithel zu einem typischen Nierenepithel wird, und einem kleineren gestreckten Abschnitt, dessen auskleidendes Epithel sich nicht weiter differenziert; ich unterscheide beide als Tubulus secretorius, Drüsenabschnitt des Hauptkanälchens und Tubulus collectivus, Sammelröhrchen (von MIHALKOVICS 1885). Die Sammelröhrchen des kaudalen Urnierenabschnittes können sich bei Selachiern und Amphibien durch eine allmählich kaudalwärts fortschreitende Abschnürung vom primären Harnleiter zu selbständigen Nebenharnleitern (Ureteren, SEMPER 1875, sekundärem Urnierengang, Harnleiter des hinteren Urnierenabschnittes, FÜRBRINGER 1878) entwickeln (siehe Fig. 153 p. 234). Diese Nebenharnleiter stellen eine für Selachier und Amphibien specifische Bildung dar und sind nicht in Vergleich zu bringen mit den sekundären Harnleitern oder Urnierenureteren, von denen wir gleich sprechen werden.

Bei den Petromyzonten kommt es zur Vereinigung sämtlicher Urnierenglomeruli zu einem Urnierenglomus.

Der primäre Harnleiter funktioniert auch als Ausführungsgang der Urniere; ich vermeide die alte Bezeichnung „Vornierengang" und „Urnierengang" und beschränke letztere Bezeichnung lediglich auf den Ausführungsgang der Selachierurniere, bei der wirklich ein specieller vom Ausführungsgang der Vorniere verschiedener Harnleiter gebildet wird.

Da die zuerst entwickelten Urnierenkanälchen den exkretorischen Anforderungen des Körpers nicht genügen, kommt es in den meisten Urnieren zu einer Entwickelung nachgebildeter Urnierenkanälchen. Wo die Bildung der primären Harnkanälchen aus den Ursegmentstielen unter restloser Aufbrauchung derselben erfolgt (Selachier, Gymnophionen, vorderste Urnierenkanälchen der Amnioten), kommt es entweder nicht zur Nachbildung von Kanälchen (vorderste Kanälchen der Amnioten), oder zu einer Nachbildung von den vorhandenen Kanälchen aus (Selachier, Gymnophionen). Wo die Bildung der primären Urnierenkanälchen von Zellkugeln oder dem nephrogenen Gewebsstrang ausging (hintere Kanälchen der Amnioten) werden diese beiden nicht restlos aufgebraucht, sondern es bleibt Zellmaterial für die nachgebildeten Kanälchen übrig. Wo die Ursegmentstiele völlig verschwunden sind (Teleostier, Ganoiden, Batrachier, Dipnoër (wahrscheinlich)), kommt es zu einer Neubildung von nephrogenem Gewebe, welches für primäre und nachgebildete Kanälchen ausreicht.

Ihre Ausmündung erlangen die einzelnen nachgebildeten Kanälchen auf verschiedene Art und Weise, sie können den primären Harnleiter erreichen und in ihn durchbrechen, sie können sich an ein primäres Kanälchen anlegen und sich mit ihm verbinden und sie können endlich drittens in besondere Seitenzweige einmünden, welche der primäre Harnleiter ihnen entgegenschickt. Diese Seitenzweige entsprechen in der Art der Anlage und ihrem Verhältnis zu den nachgebildeten Kanälchen vollständig dem sekundären Harnleiter, welchen der primäre Harnleiter als Ausführungsgang für die Nachnieren bildet, ich bezeichne sie deshalb gleich diesen als Ureteren und um sie von ihm, dem Nachnierenureter, zu unterscheiden, als Urnierenureteren (siehe Fig. 184 p. 287). Diese Urnierenureteren sind bis jetzt nachgewiesen bei Vögeln und in der typischsten Form bei den Gymnophionen, sie kommen in allen Gestalten vor, von der einfachen

unscharf gegen den primären Harnleiter abgesetzten Grube bis zum verzweigten Bäumchen mit schlankem Stamm und langen Seitenästen (Gymnophionen).

In dem Momente, wo die Urnierenkanälchen und zwar — nachgebildete Urnierenkanälchen — in besondere Ureteren münden, haben wir streng genommen nicht mehr das Recht, von Urnierenkanälchen zu sprechen, wir haben es in ihnen mit typischen Nachnierenkanälchen zu thun. Diese Nachnierenkanälchen unterscheiden sich von den in der Nachniere vereinigten Kanälchen nur dadurch, daß sie zwischen den Urnierenkanälchen zerstreut vorkommen und daß sie, als Ausführung nicht einen, sondern mehrere Ureteren besitzen. Während bei Vögeln und Säugetieren die nachgebildeten Kanälchen und ihre Ureteren nur in dem kaudalen Abschnitt der Urniere vorkommen, treten sie bei den Gymnophionen ganz regelmäßig auf, wir haben bei diesen in jedem Segment ein primäres Urnierenkanälchen und eine ganze Summe von nachgebildeten Kanälchen; alle diese sekundären Kanälchen münden schließlich in einen Urnierenureter, der so viele Seitenzweige bildet als nachgebildete Kanälchen vorhanden sind. Daß wir in diesem Zustande die phylogenetische Uebergangsform zur Entstehung der Nachniere haben, geht wohl bereits aus dieser Darstellung hervor; ich werde auf die Ableitung der Nachniere aus diesem Zustande im theoretischen Kapitel genauer einzutreten haben.

Alle drei Mündungsarten, in den primären Harnleiter, in ein primäres Urnierenkanälchen und in einen Urnierenureter, können nebeneinander in derselben Urniere vorkommen.

Die Längsentfaltung des einzelnen Urnierenkanälchens und die Entwickelung nachgebildeter Kanälchen beanspruchen einen derartigen Raum, daß sich einmal das einzelne Urnierensegment (primäres Urnierenkanälchen plus nachgebildete Kanälchen) stark vergrößert und zweitens in die Leibeshöhle vorstülpt. Die Vergrößerung bringt das bislang isolierte Urnierensegment mit dem vorausgehenden und nachfolgenden Genossen in Verbindung, so daß jetzt ein einheitliches Organ entsteht, das nur bei einzelnen Vertebraten durch regelmäßiges An- und Abschwellen seine ehemalige Metamerie zu erkennen giebt. Da nur bei Gymnophionen eine regelmäßig über die ganze Urniere sich wiederholende Neubildung von Kanälchen eintritt, bei allen übrigen sich die Neubildung dagegen auf einen mehr oder weniger großen kaudalen Abschnitt beschränkt, so kommt es bei allen Vertebraten, mit Ausnahme der Gymphionen, zu einer verschiedenen Ausbildung des vorderen und hinteren Urnierenabschnittes (siehe Fig. 170 p. 266): man hat den vorderen Abschnitt als Genitalabschnitt (FÜRBRINGER 1878, LEYDIG'sche Drüse, HYRTL 1851), den hinteren als eigentlichen Drüsenabschnitt (Beckenniere, SPENGEL 1876, sekretorischer Urnierenabschnitt, FÜRBRINGER 1878) bezeichnet. Ich behalte diese Namen bei, obgleich sie sich mit den wirklichen Verhältnissen nicht ganz decken, da nur ein Teil des Genitalabschnittes beim Männchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung tritt, während der Rest des Genitalabschnittes nach wie vor als Harndrüse funktionieren kann. Der Abschnitt des eigentlichen Drüsenabschnittes, welcher sich kaudalwärts noch über den primären Harnleiter hinaus in die Schwanzwurzel erstreckt, trägt am besten den Namen „Kaudalniere“.

Die Vorbuchtung der Urniere in die Leibeshöhle erzeugt eine

Falte, welche jederseits neben der Radix mesenterii liegt. Ich bezeichne diese Falte als Urnierenfalte (Plica mesonephrica), sie wird später, wenn sich an ihrer medialen Seite die Keimdrüse anlegt, zur Urnierengeschlechtsfalte (plica urogenitalis). Da sich auch bei den Tieren, welche die Urniere als bleibendes Organ behalten, Teile der Urniere zurückbilden, bleibt die Plica mesonophrica an diesen Stellen leer zurück (kranialer Abschnitt) oder enthält nur noch den primären Harnleiter (kaudaler Abschnitt). Den kranialen leeren Abschnitt der Urnierenfalte hat man als oberes Urnierenband oder Zwerchfellband bezeichnet, aus dem kaudalen Abschnitt, welcher nur den primären Harnleiter, später die Nachnierenureteren und die MÜLLERschen Gänge enthält, wird durch Vereinigung mit dem gleichen Abschnitt der anderen Seite der Genitalstrang (THIERSCH) entwickelt.

Die Rückbildung der Urniere tritt bei sämtlichen Vertebraten ein, bei den Anamniern, wo die Urniere das bleibende Harnorgan bildet, werden nur die am weitesten kranial gelegenen Kanälchen rückgebildet, bei den Amnioten alle Urnierenkanälchen, mit Ausnahme derjenigen, welche in den Dienst der Urogenitalverbindung treten, bei dem Amniotenweibchen wird auch der primäre Harnleiter zurückgebildet. Reste von Urnierenkanälchen bleiben beim Weibchen als Epoophoron (WALDEYER 1870) und Paroophoron (WALDEYER 1870)[1], beim Männchen als Paradidymis (WALDEYER 1870) erhalten. Teile des primären Harnleiters können beim Weibchen als GARTNERscher Kanal persistieren.

16. Urniere der Myxinoiden.

Die Frage nach der Existenz einer Urniere bei den Myxinoiden habe ich bereits im Kapitel Vorniere erörtert und dort unentschieden lassen müssen. Das gesamte Exkretionssystem der Myxinoiden ist in jenem Kapitel besprochen, ich bitte dort über den kaudalen Abschnitt der Niere nachzulesen, er allein könnte eine Urniere der Myxinoiden darstellen.

17. Urniere der Teleostier.

Die Teleostier bilden nur zwei Harnorgane, ein provisorisches und ein bleibendes. Wir sollten demnach erwarten, daß die Harnkanälchen der bleibenden Niere, welche als zweite Generation erscheinen, als Urnierenkanälchen angelegt werden und die Bezeichnung „Urniere" wäre von vornherein die gegebene für das bleibende Harnorgan. Ich vermeide trotzdem diese Bezeichnung und komme am Schlusse der Darstellung auf diesen Punkt zurück. Ganz abgesehen davon, daß bei den Teleostiern der Mutterboden des Urnierenkanälchens, der Ursegmentstiel, niemals vorhanden ist, tritt die zweite Generation von Harnkanälchen im Vergleich zu den Fortschritten in der Gesamtentwickelung so spät auf, daß auch bei Ausbildung eines typischen Mutterbodens die Zeit für die Möglichkeit, typische, von Nachnierenkanälchen zu unterscheidende Urnierenkanälchen zu bilden,

1) Ich bemerke dabei ausdrücklich, daß der von HIS (1868) gebrauchte Name Parovarium sich auf den Gesamtüberrest des Urnierenabschnittes bezieht, also sowohl dem Epoophoron als dem Paroophoron entspricht.

längst vorüber wäre; das bleibende Harnorgan muß demnach wie die Vorniere atypisch angelegt werden.

Zeit der Anlage.

Die ersten Anlagen von Harnkanälchen der bleibenden Niere finden sich am 70. Tage, die letzten am 150. Tage nach der Befruchtung. Fig. 133 und 134 geben Querschnitte durch Embryonen

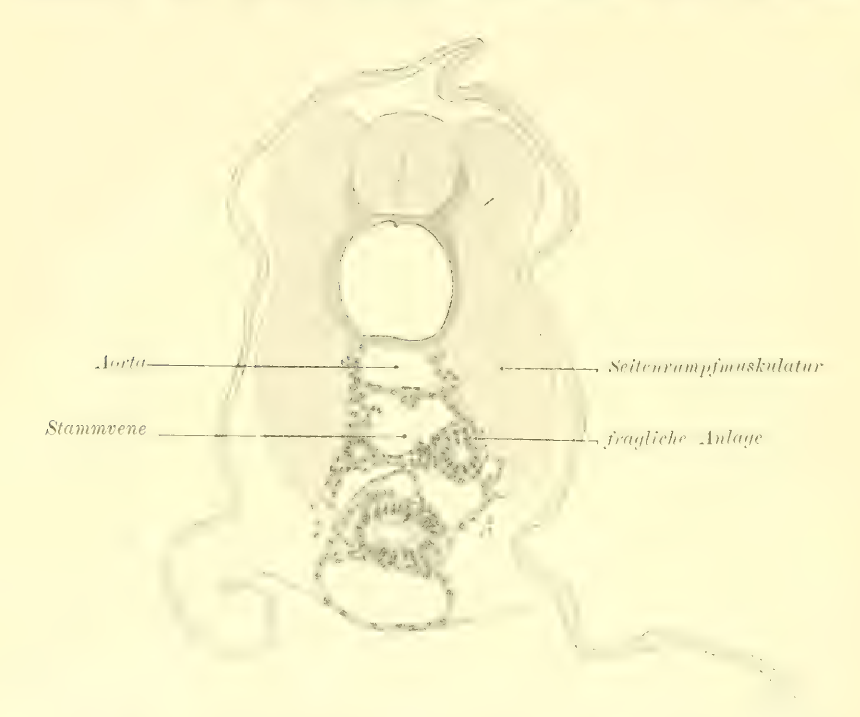


Fig. 133. Querschnitt eines Forellenembryos, 57 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 150:1. Der Embryo befindet sich vor der Entwickelung der bleibenden Niere. Der linke primäre Harnleiter (in der Figur rechts) zeigt eine Verdickung seiner dorsalen Wand, die Anlage eines fraglichen Kanälchens (siehe p. 218 u. folg.).

von dem 57. resp. dem 95. Tag der Entwickelung wieder, sie zeigen beide, welch ungeheuren Fortschritt die Gesamtentwickelung bis zu diesem Zeitpunkt gemacht hat: nicht bloß sind alle Organe angelegt und in Funktion getreten, auch die äußere Körperform entspricht schon der definitiven, soweit das bei dem Vorhandensein eines Dottersackes möglich ist.

Die Harnkanälchen der bleibenden Niere werden in drei einander zeitlich folgenden Etappen angelegt, ich unterscheide deshalb bei der Beschreibung die Anlagen von Harnkanälchen erster, zweiter und dritter Ordnung.

Ort der Anlage.

Von Chorda, Seitenrumpfmuskulatur und dorsaler Leibeswand wird ein im Querschnitt trapezförmiger Raum begrenzt (Fig. 134), in welchem Aorta, Stammvene und die beiden primären Harnleiter ihren Platz

finden. Letztere sind direkt dorsal von der Leibeshöhlenwand gelegen und werden von einem einfachen kubischen Epithel ausgekleidet

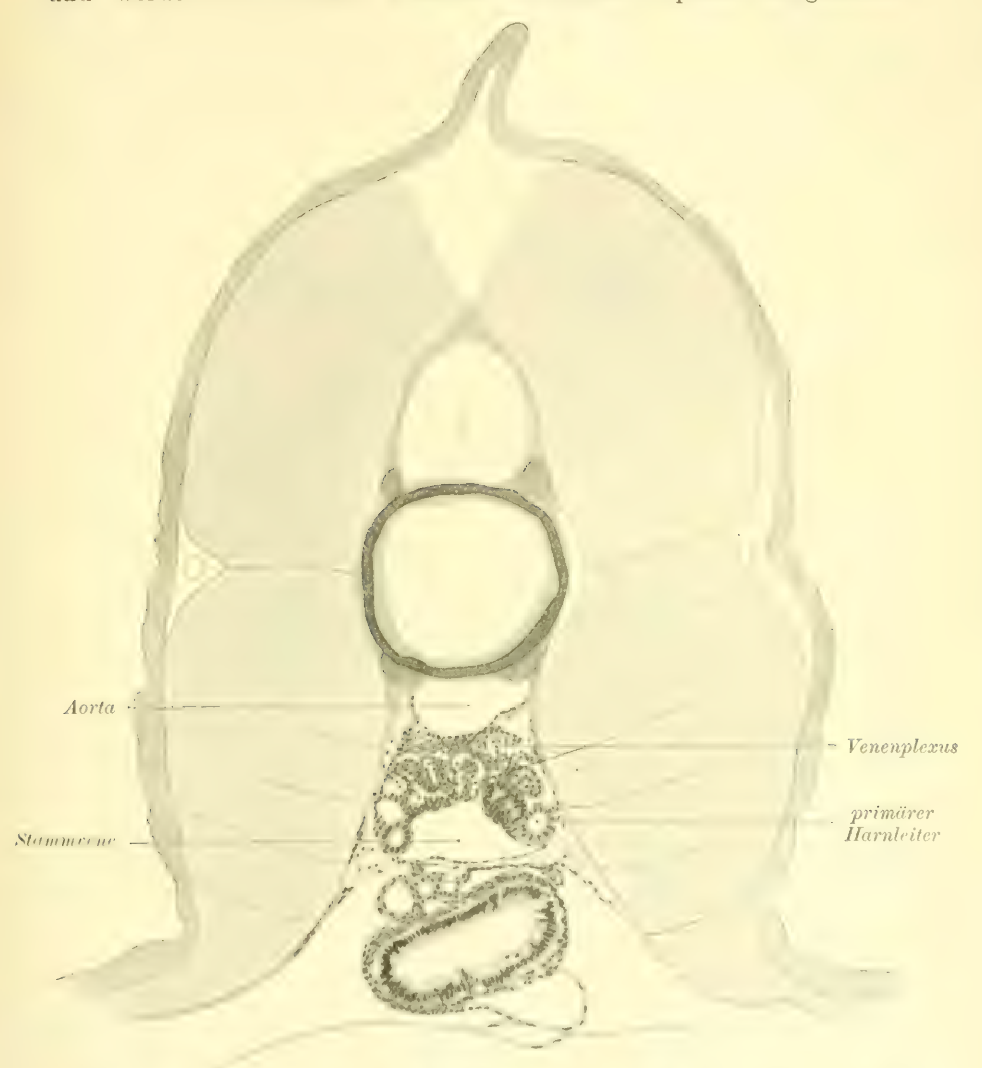


Fig. 134. Querschnitt eines Forellenembryos von 95 Tagen. Vergr. 150:1. Die bleibende Niere legt sich in dem trapezförmigen Raum zwischen Aorta (dorsal), Seitenrumpfmuskulatur (links und rechts) und dorsaler Leibeswand (ventral) an. Ueber dem linken primären Harnleiter (in der Figur rechts) liegt ein Harnkänälchen erster Ordnung der bleibenden Niere und lateral von ihm eine fragliche Kanälchenanlage (siehe p. 218 u. folg.).

(Fig. 135, 136). Zwischen Aorta einerseits und jedem primären Harnleiter andererseits sacken sich die Seitenwände der Stammvene entlang ihrem ganzen Verlaufe nach rechts und links soweit aus, daß sie das mediale Fascienblatt der Seitenrumpfmuskulatur berühren (Fig. 135). Die auf diese Weise fast um das dreifache verbreiterte Vene wird sehr bald, wenn auch nur unvollkommen, dreigeteilt und

zwar in einen mittleren Teil, welcher der ursprünglichen nicht erweiterten Stammvene und je einen rechten und linken Teil, welche den Aussackungen entsprechen (Fig. 135). Die Teilung wird durch ein Gitter vollzogen, das sich mit allerdings sehr weit auseinander stehenden Stäben zwischen eigentlicher Stammvene und den Aussackungen einschiebt. Jeder Gitterstab beginnt an der dorsalen

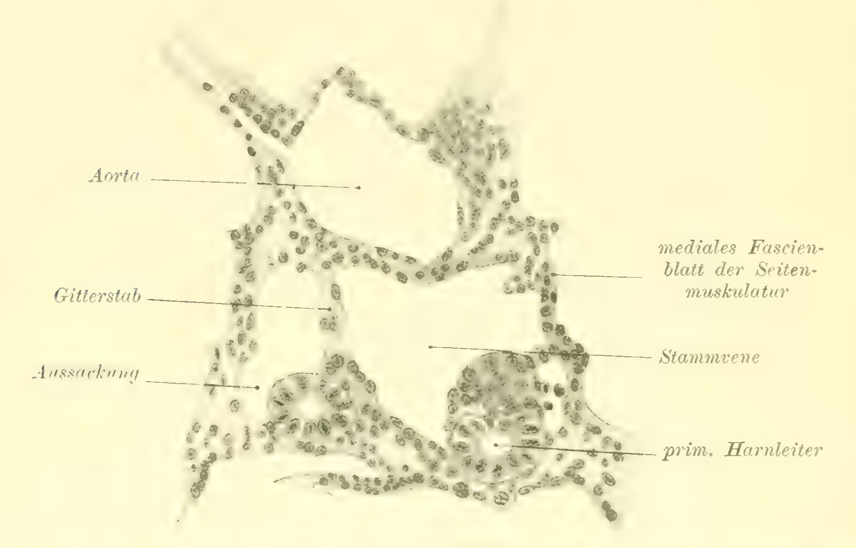


Fig. 135. Querschnitt eines Forellenembryos, 67 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 150:1. Ueber die Lagebeziehung der gezeichneten Teile zum Gesamtquerschnitt orientiere man sich in Fig. 134. Die Stammvene sackt sich zwischen Aorta und primärem Harnleiter aus und erreicht beiderseits das mediale Fascienblatt der Seitenrumpfmuskulatur. Zwischen Aussackung und ursprünglicher Stammvene entwickelt sich ein ziemlich weites Gitter. Auf der linken Seite der Figur geht der Schnitt durch einen Gitterstab, auf der rechten Seite zwischen 2 Gitterstäben hindurch. Die dorsale Wand des linken primären Harnleiters (in der Figur rechts) zeigt eine fragliche Kanälchenanlage (siehe p. 218 u. folg.).

Venenwand, da wo dieselbe der Umbiegungsstelle der ventralen Aortenwand in die laterale anliegt und endet an der ventralen Venenwand, wo dieselbe den primären Harnleiter und die dorsale Leibeswand berührt: in Fig. 135 ist auf der linken Seite ein solcher Gitterstab der ganzen Länge nach getroffen, rechts geht der Schnitt zwischen 2 Stäben hindurch, die linke Aussackung erscheint deswegen von der Stammvene vollständig abgetrennt, während die rechte Aussackung in weiter Kommunikation mit ihr steht. Das Gitter selbst entsteht dadurch, daß die Aussackungen sich in regelmäßigen Zwischenräumen, aber immer nur auf eine ganz kurze Strecke von der eigentlichen Stammvene abschnüren, aus jeder Abschnürungsstelle wird ein Gitterstab. Durch diese Dreiteilung der Stammvene werden rechts und links von derselben zwei neue längs verlaufende Venen gebildet, die sich ihrerseits wieder einfalten und teilen, so daß im Laufe der Entwickelung ein ganzer Venenplexus entsteht, der zwischen den weit auseinander stehenden Gitterstäben hindurch mit der Stammvene in

Verbindung bleibt (Fig. 134 u. 136). Innerhalb der Gitterstäbe und zwar da, wo sie den primären Harnleitern aufsitzen werden, die Kanälchen erster Ordnung der bleibenden Niere angelegt.

Art der Anlage. Kanälchen erster Ordnung.

Die ersten Anlagen bestehen aus einem soliden Haufen kleiner Zellen, die sich durch ihre Chromatinarmut und ein auf dem Querschnitt stäbchenförmiges Chromatinkorn, gleich den jungen Muskel-



Fig. 136. Querschnitt eines Forellenembryos, 88 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 260:1. Ueber die Lage der bezeichneten Teile zu dem Gesamtquerschnitt orientiere man sich in Fig. 134. Ueber dem linken primären Harnleiter (in der Figur rechts) erscheint die Anlage eines Kanälchens erster Ordnung der bleibenden Niere. Die Aussackungen der Stammvene haben sich eingefaltet und geteilt und dadurch einen Venenplexus gebildet.

zellen des Myotoms, auszeichnen. Sobald sie sich durch Teilung vermehrt haben, tritt ein zweites charakteristisches Merkmal auf, nämlich die Neigung der einzelnen Zellen, sich zwiebelschalenförmig übereinander zu legen. Ich habe in Fig. 136 einen Querschnitt durch eine solche Anlage wiedergegeben, sie läßt sich am besten mit einer Sinnesknospe vergleichen; in diesem speciellen Falle der Fig. 136 ist die Schichtung auf eine enge, keineswegs immer vorhandene Lichtung zentriert. Ueber die Herkunft dieser Zellhaufen ist nichts Bestimmtes anzugeben, sie treten plötzlich an der genannten Stelle auf, doch ist die Möglichkeit sehr nahe liegend, daß es sich um versprengte Cölomepithelien handelt, da an der gleichen Stelle typische Genitalzellen vorkommen können. Sind diese Zellhaufen erst einmal angelegt, so grenzen sie sich derart scharf (Fig. 136) gegen ihre Umgebung ab, daß ein Wachstum durch Apposition von der Umgebung her so gut wie auszuschließen ist. Die Anlagen treten zunächst nur im Bereiche des mittleren Drittel des primären Harnleiters auf und breiten sich

von da nach und nach kaudalwärts auch über das hintere Drittel desselben aus, im vorderen Drittel kommt es niemals zur Bildung von Kanälchen erster Ordnung. Während die Anlagen im mittleren Drittel noch segmental auftreten und zwar eine Anlage in jedem Segment, wie das auch Fürbringer (1878) für Alburnus lucidus bestätigt, verliert sich die segmentale Anordnung bei den kaudalen Kanälchen vollständig und die Zellen, welche den Mutterboden derselben bilden, liegen nicht mehr in getrennten Haufen, sondern fließen gruppenweise zu Nierenblastemen zusammen, welche Anschwellungen und Abschwellungen zeigen, je nach der Zahl der Harnkanälchen, die sich aus dem einzelnen Blastem entwickeln. Aehnliche Angaben macht Rosenberg (1877) für Esox lucius. Die Kanälchen erster Ordnung beginnen unmittelbar nach ihrer Anlage lebhaft zu wachsen, sie strecken sich und da sie innerhalb des Blastems nicht den nötigen Platz finden, komprimieren sie zunächst den primären Harnleiter, dann schlängeln sie sich sehr stark und können sich auch spalten. Gegen das Ende des zweiten Monats nach dem Ausschlüpfen tritt in ihnen eine Lichtung auf und unmittelbar nachher erfolgt ihre Verbindung mit der des primären Harnleiters. Durchbruch sowohl wie Aushöhlung der Kanälchen erfolgen sprungweise, bald hier, bald dort, ohne irgendwelche Gesetzmäßigkeit. Die Verbindung mit dem primären Harnleiter geht so vor sich, daß das eindringende Kanälchen gleichsam die Wand des Harnleiters spaltet und mit seinen Zellen die so entstandene Lücke ausfüllt (Fig. 137). Das Kanälchen beteiligt sich also an dem Aufbau der Wand des primären Harnleiters. Die blinden Enden werden zu dünnwandigen Blasen, die von den sich bildenden Glomerulis eingestülpt werden (Fig. 138). Die zuführenden Gefäße der Glomeruli sind nicht mit Sicherheit festzustellen, wahrscheinlich werden sie von den Interkostalarterien abgegeben.



Fig. 137. Teile eines Querschnittes durch einen jungen Lachs 140 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 260:1. Durchbruch eines primären Harnkanälchens erster Ordnung der bleibenden Niere in den primären Harnleiter.

Kanälchen zweiter Ordnung.

Während im kaudalen Abschnitt der bleibenden Niere noch neue Harnkanälchen erster Ordnung angelegt werden, treten im kranialen Abschnitt ungefähr am 150. Tage nach der Befruchtung Kanälchen zweiter Ordnung zwischen den Kanälchen erster Ordnung auf. Sie entstehen genau wie die erste Ordnung aus den gleichen charakteristischen Zellen, in der gleichen Form und Anordnung (Fig. 138); auch bei ihnen ist die Herkunft ihres Zellenmaterials nicht mit Bestimmtheit festzustellen. Der Ort der Entstehung ist der gleiche, sie bleiben an die Peripherie des primären Harnleiters gefesselt. Während aber die Kanälchen erster Ordnung nur an der dorsalen Kontur des primären Harnleiters angelegt wurden, können die Kanälchen zweiter Ordnung rings um den Harnleiter liegen, selbst an seinem ventralen Umfange. Da während dieser Zeit die kranialen Harnkanälchen erster Ordnung sich bereits zu typischen Kanälchen umwandeln und ihre Characteristica, die Chromatinarmut und die zwiebelschalenförmige Schichtung, zu verlieren beginnen, sind die neu entstehenden Kanälchen zweiter Ordnung

leicht von denen erster Ordnung zu trennen, und wir können deshalb mit Bestimmtheit behaupten, daß ein Kanälchen erster Ordnung sich

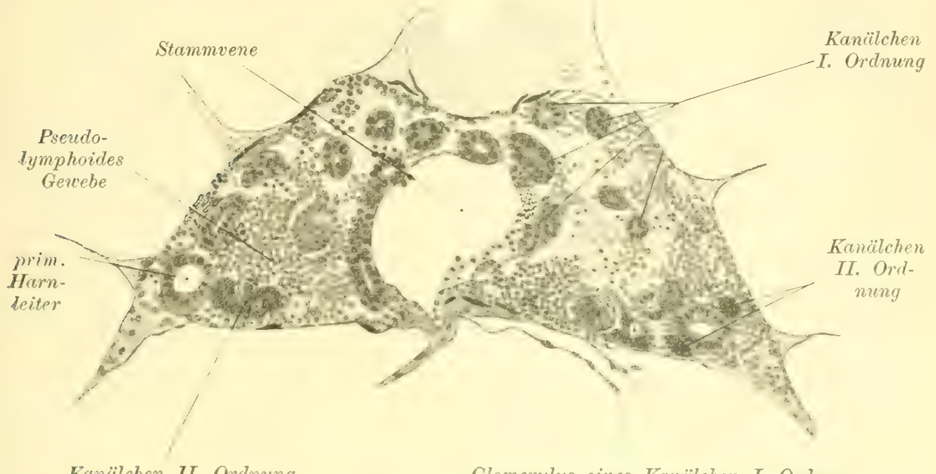


Fig. 138. Querschnit durch die Nierengegend eines jungen Lachses, 185 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 150:1. Die Nieren sind von rechts und links zu einem einheitlichen Organ zusammengeflossen, in dessen Mitte die Stammvene liegt. Der Querschnitt zeigt Kanälchen aller drei Ordnungen, die Anlagen erster Ordnung sind vollständig ausgebildet und mit Glomeruli versehen, in der Figur ist eines mit Glomerulus I bezeichnet; die Anlagen zweiter Ordnung beginnen sich in Kanälchen umzuwandeln; die Anlagen dritter Ordnung sind im Beginne ihrer Entwickelung. Der Raum zwischen den einzelnen Kanälchen und Anlagen wird von dem Venenplexus und dem pseudolymphoiden Gewebe eingenommen.

niemals, sei es durch Sprossung, sei es durch Teilung, an der Bildung von Kanälchen zweiter Ordnung beteiligt. Irgendwelche Regelmäßigkeit ist in dem Auftreten der Kanälchen zweiter Ordnung nicht nachzuweisen, man kann auf dem gleichen Querschnitt an der Peripherie des primären Harnleiters drei Anlagen finden. Während die Kanälchen erster Ordnung die Mitte des primären Harnleiters kranialwärts nicht überschreiten, rücken die Kanälchen zweiter Ordnung sowohl kranialwärts als kaudalwärts allmählich vor, so daß sich ihre vordersten Anlagen der Vorniere nähern und sie schließlich erreichen. Der Durchbruch der Kanälchen zweiter Ordnung erfolgt gleichfalls nur in den primären Harnleiter.

Kanälchen dritter Ordnung.

Sind im vorderen Abschnitt Kanälchen erster und zweiter Ordnung vollständig ausgebildet, wobei die Kanälchen zweiter Ordnung genau so wie die primären ihre Chromatinarmut und ihren geschichteten Bau verlieren, tritt endlich die Anlage dritter Ordnung auf. Auch diese sind in der Entwickelung und dem histologischen Aufbau vollständig den Kanälchen erster und zweiter Ordnung gleich (Fig. 138), sie unterscheiden sich von ihnen nur durch die Zeit des Auftretens und zweitens dadurch, daß sie nicht bloß an der Peripherie des primären Harnleiters, sondern auch an der Peripherie der Kanälchen erster und zweiter Ordnung entstehen können; frei finden sie sich niemals, es

ist das charakteristisch für alle Harnkanälchen der bleibenden Niere. Auch bei ihnen läßt sich mit aller Bestimmtheit eine Abstammung von Kanälchen erster und zweiter Ordnung ausschließen. Ihr Durchbruch erfolgt in denjenigen Nierenabschnitt, an dessen Peripherie sie angelegt wurden, sie münden also sowohl in den primären Harnleiter als in die Kanälchen erster und zweiter Ordnung. Die Kanälchen dritter Ordnung sind es hauptsächlich, welche das Dickenwachstum der Niere veranlassen. Jedes Kanälchen dritter Ordnung erhält einen Glomerulus.

Durch die Bildung von Harnkanälchen dreier Ordnungen entsteht über dem primären Harnleiter allmählich ein Gewirr von Kanälchen, die sich zwischen dem Netz des Venenplexus ausbreiten und über die Stammvene hinweg sich mit denen der anderen Seite durchflechten, ohne sich mit ihnen zu verbinden, so daß die beiden bleibenden Nieren zu einem einheitlichen Organ verschmelzen, in dessen Mitte die Stammvene verläuft (Fig. 138). Neben diesen eben aufgeführten Gebilden, primärem Harnleiter, Kanälchen aller drei Ordnungen, findet sich in allen Nieren noch ein weiterer Bestandteil, der gewöhnlich als lymphoides Gewebe bezeichnet wird. Es besteht aus einer dichten Menge von Rundzellen, die überall als Lückenbüßer die Räume zwischen den Venenwandungen und den Kanälchen ausfüllen und eigentlich die Hauptmasse der späteren Niere liefern (Fig. 138 und 141). Diese Rundzellenmassen, die sich nirgends scharf von den Venenwandungen abtrennen lassen, sind durch Wucherung dieser entstanden, sie tragen deshalb den Namen eines lymphoiden Gewebes mit Unrecht; ich bezeichne sie als pseudolymphoides Gewebe. Da auch die Zellen der Venenwand, welche unmittelbar die Gefäßlichtung begrenzen, sich in Rundzellen verwandeln können, erhält man oft den Eindruck (Fig. 134 u. 136), als ob das Blut in wandungslosen Lücken des pseudolymphoiden Gewebes kreise.

Endlich bildet sich in den letzten Tagen der embryonalen Entwickelung um das gesamte unpaare Nierenorgan eine Kapsel aus. Sie besteht anfangs nur aus platten Zellen, deren Herkunft nicht ganz sicher ist, die aber wohl von dem Mesenchym der Umgebung abstammen, später bildet sich eine fasrige Zwischensubstanz aus, welche die zelligen Elemente auseinanderdrängt.

Harnkanälchen aller drei Ordnungen werden auch kaudal von der Ausmündung des primären Harnleiters in die Kloake angelegt. Da um diese Zeit bereits die Leibeshöhle in dem letzten Segment vor der Kloake zu schwinden beginnt, so entstehen diese Kanälchen sicher ohne irgendwelche Anteilnahme des Cölomepithels. Alle diese postanalen Kanälchen setzen im erwachsenen Tiere in ihrer Gesamtheit die sogenannte Kaudalniere zusammen, die nach vorn zu ohne Grenze in die übrige Niere übergeht. Je weiter diese Kanälchen von dem primären Harnleiter entfernt liegen, um so schwieriger wird die Herstellung ihrer Verbindung mit ihm; diese Schwierigkeiten werden durch Ausbildung eines Urnierenureters beseitigt. Derselbe entsteht aus 2 Quellen, einmal stülpt der primäre Harnleiter gerade an der Stelle, wo er ventralwärts umbiegt, um zur Harnblase zu gelangen, einen Blindsack kaudalwärts aus, zweitens verlängert sich ein Kanälchen der Kaudalniere und tritt mit dem Blindsack in Verbindung, Fig. 139, giebt diesen Urnierenureter nach einer Rekonstruktion wieder. In diesen Ureter münden sämtliche übrigen

Harnkanälchen ein, dabei gestaltet sich das Verhältnis so, daß sich gewöhnlich nur rechterseits ein solcher Ureter entwickelt, infolge-

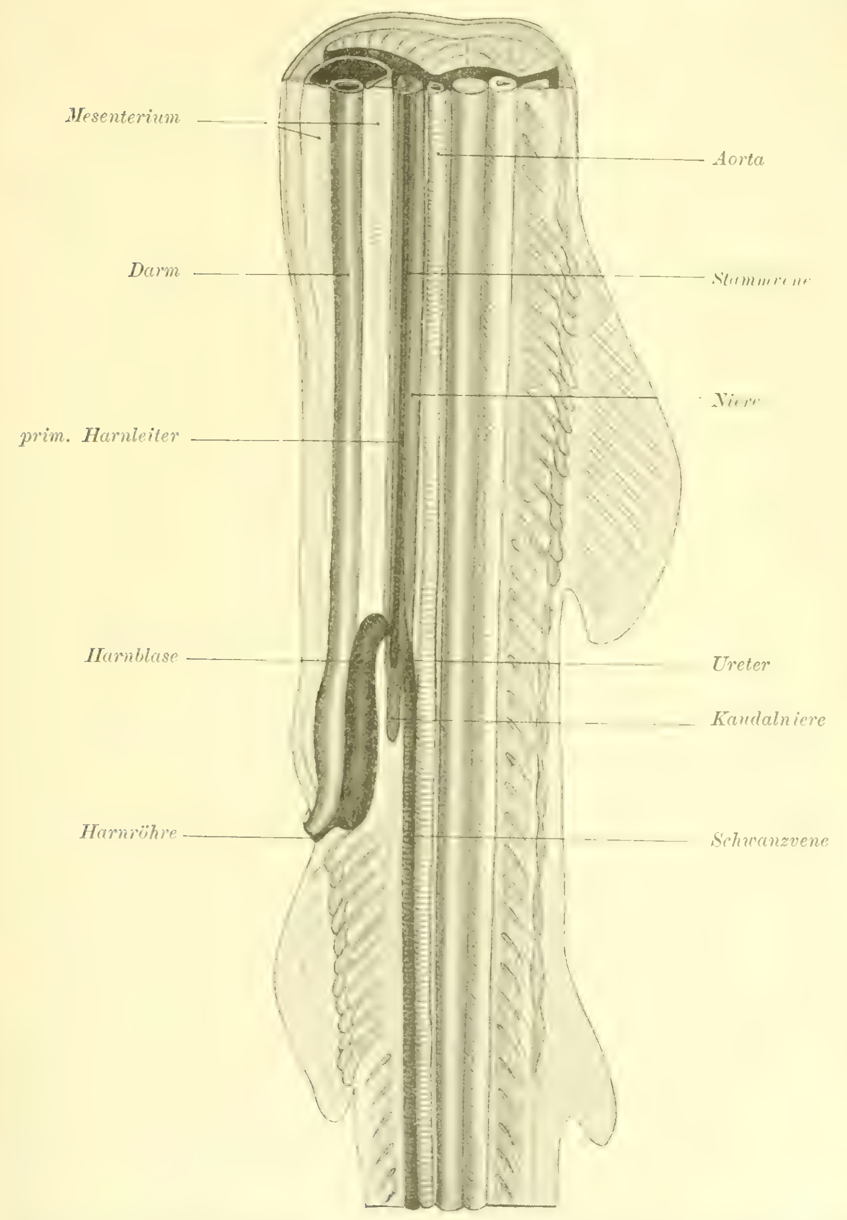


Fig. 139. Modell eines Lachsembryos, 154 Tage nach der Befruchtung, das Modell ist halbiert gedacht, die Organe der Mittellinie sind unzerschnitten eingetragen. Zwischen Aorta und der Radix mesenterii sieht man grau gezeichnet die Niere und durch ihre linke Wand durchschimmernd die Stammvene und den linken primären Harnleiter. Letzterer biegt kurz vor dem kaudalen Ende der Niere aus derselben heraus und mündet in die dorsale Wand der Harnblase, von seiner Umbiegungsstelle setzt sich in den kaudalen Abschnitt der Niere (Kaudalniere) ein kurzer blinder Sack fort, die Anlage eines Urnierenureters.

dessen münden alle Harnkanälchen, auch die der linken Kaudalniere, in den rechten Ureter und durch diesen in den rechten primären Harnleiter ein. Im erwachsenen Tiere besteht demnach der rechte Harnleiter aus einem absteigenden und einem aufsteigenden Schenkel.

Sämtliche Harnkanälchen gelangen zur Funktion, etwas anderes ist es mit einer Gruppe von Kanälchenanlagen, auf die ich noch eingehen muß, deren Beziehung zum Harnsystem nicht geleugnet werden kann, die aber niemals irgendwelche exkretorische Thätigkeit ausüben. Es handelt sich um Anlagen, welche ziemliche Zeit vor dem ersten Auftreten der Kanälchen erster Ordnung der bleibenden Niere angelegt werden. In der Zeit zwischen dem 52. und 55. Tage der Gesamtentwickelung beginnen in der Mitte des Verlaufes des primären Harnleiters solide Verdickungen seiner Wand aufzutreten. Diese Verdickungen, 5—9 an der Zahl, sind streng segmental angeordnet, und zwar kommt je eine in ein Segment zu liegen. Die Verdickungen betreffen stets nur die dorsale Wand des primären Harnleiters und vergrößern im Beginn gleichmäßig deren Durchmesser; die Zellen liegen nicht mehr in einfacher, sondern in doppelter und dreifacher Schicht übereinander, sind aber alle noch auf die Lichtung des Harnleiters zentriert. In Fig. 133 ist eine solche Verdickung des linken Harnleiters (in der Fig. rechts) abgebildet. Wächst im Laufe der Entwickelung diese Verdickung, so giebt ein Teil ihrer Zellen die Zentrierung auf die Harnleiterlichtung auf, und die Verdickung erscheint als eine Neubildung (Fig. 135), unter welcher die dorsale Harnleiterwand sich wieder in alter Form herstellt; die Kerne derselben sind alle rund und liegen in Abständen scheinbar durch die ganze Neubildung zerstreut. Weiterhin schnürt sich diese Neubildung vollständig vom primären Harnleiter ab und liegt dann (Fig. 134, rechte Seite, rechte Anlage) als bald rundlicher, bald ovaler Zellhaufen unmittelbar dorsal vom primären Harnleiter; ihre Zellen sind jetzt so angeordnet, daß eine periphere Schicht von einem zentralen Kern unterscheidbar ist. Irgendwelche Lichtung ist in keiner Phase der Entwickelung bei keiner der Anlagen zu bemerken. Die einzelnen Anlagen werden nacheinander gebildet, die kranialen zuerst, und auch nacheinander von dem primären Harnleiter abgelöst. Mit dem 80. Tage der Entwickelung sind sämtliche Anlagen frei, und es tritt von da ab ein Stillstand in ihrer Ausbildung ein. Ich bezeichne diese Neubildungen als fragliche Kanälchenanlagen.

Diese Gruppe von Neubildungen besteht also gleichzeitig neben den primären Harnkanälchen der bleibenden Niere; da diese bis über die Mitte des primären Harnleiters reichen, kommen beide Anlagen nebeneinander vor. Die vordersten Kanälchen erster Ordnung der bleibenden Niere werden, wie die eben beschriebenen Neubildungen, segmental angelegt. Wir dürfen demnach in jedem der vorderen Nierensegmente, in welchem die 5—9 fraglichen Kanälchenanlagen angelegt werden, immer zwei Anlagen erwarten. Das ist in der Tat der Fall, die Harnkanälchen erster Ordnung liegen streng alternierend mit diesen Anlagen, so daß einer solchen immer eine Harnkanälchenanlage und dieser wieder eine Neubildung folgt (Fig. 140). Außer durch die Art und Weise ihrer Anlage unterscheiden sich diese fraglichen Kanälchenanlagen von den Kanälchen der bleibenden Niere durch den histologischen Aufbau und die Art des Auftretens. Während die Harnkanälchen, wie wir oben gesehen haben, innerhalb der Gitter-

stäbe, welche zwischen der Aorta und dorsalen Leibeswand segmental angeordnet sind, liegen, befinden sich die fraglichen Kanälchen in

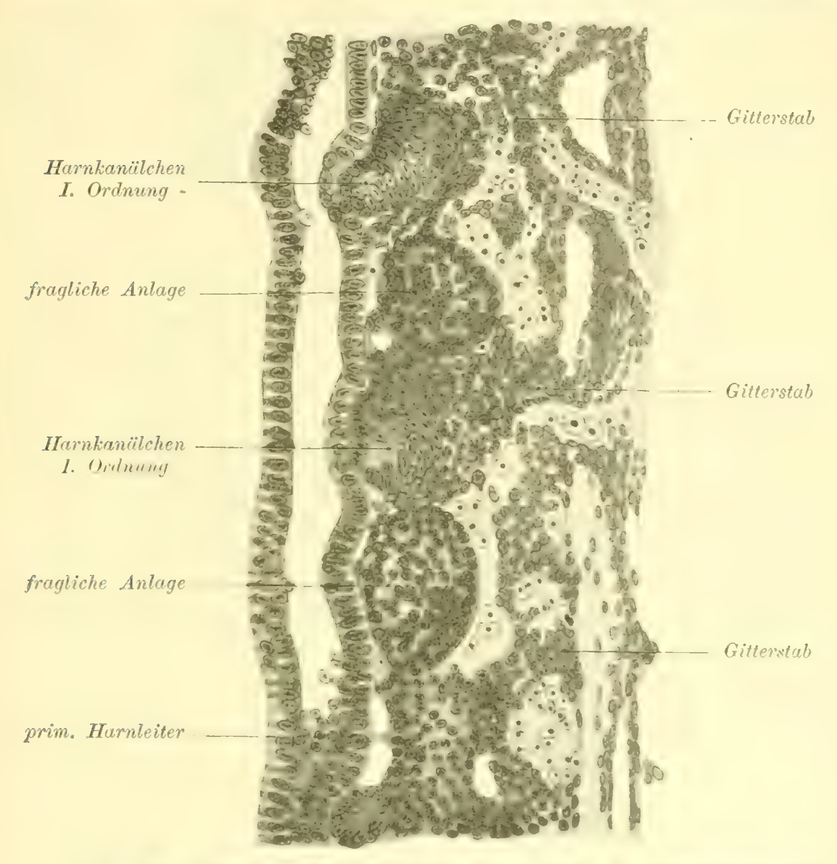


Fig. 140. Teil eines Längsschnittes durch einen Forellenembryo, 100 Tage nach der Befruchtung (unmittelbar vor dem Ausschlüpfen). Vergr. 200:1. Der primäre Harnleiter ist ungefähr längs seiner Mitte getroffen, rechts von ihm liegt der Venenplexus, welcher gerade an dieser Stelle durch das Gitter, von dem 3 Stäbe getroffen sind, mit der Stammvene in Verbindung steht, rechts von dem Venenplexus liegt die Aorta, von der nur die ventrale Wand gezeichnet ist. Innerhalb der Gitterstäbe liegen die sich entwickelnden Nachnierenkanälchen, zwischen denselben die fraglichen Neubildungen.

den Lichtungen des Gitters zwischen den Stäben. Infolgedessen haben die wachsenden Neubildungen nicht mit den gleichen Widerständen zu kämpfen, denen die auswachsenden Harnkanälchen begegnen. Sie werden deshalb die Schichtung der Känälchen nicht erkennen lassen, ihre Kerne können rund sein und in Abständen voneinander liegen, während die Kerne der Harnkanälchenanlagen infolge des Druckes aneinander gepreßt liegen und sich gegenseitig abplatten. Diese histologischen Unterschiede bleiben so lange erhalten, bis die Anlagen der Harnkanälchen sich aushöhlen und dadurch noch mehr von den stets solid bleibenden Neubildungen unterscheiden. Wachsen beide Anlagen weiter, so kann die ursprünglich alternierende Stellung aufgehoben werden, und beide schieben sich dann aneinander vorbei, dabei immer eine bestimmte Lage ein für allemal festhaltend, die

fraglichen Kanälchenanlagen liegen immer lateral, die Harnkanälchen immer medial (Fig. 134).



Fig. 141. Querschnitt eines jungen Lachses, 256 Tage nach der Befruchtung, Ende des 5. Monates nach dem Ausschlüpfen. Die fragliche Kanälchenanlage ist von einer Kapsel umgeben, innerhalb derselben hat sie sich in drei Stücke zerlegt. Neben dem linken primären Harnleiter (in der Figur rechts) liegen Harnkanälchen zweiter Ordnung.



Fig. 142. Querschnitt eines jungen Lachses, 617 Tage nach der Befruchtung, ca. Mitte des 17. Monates nach dem Ausschlüpfen. Die fragliche Anlage hat sich enorm vergrößert, sie hat die Kapsel zersprengt und nimmt den größten Teil des Nierenquerschnittes ein, auf der linken Seite der Figur sind echte Harnkanälchen vom Schnitt getroffen.

Mit dem Ausschlüpfen des jungen Fisches setzt eine neue Tätigkeit in der Ausbildung dieser fraglichen Kanälchen ein, sie nehmen an Masse zu und erwerben eine Kapsel aus platten Zellen. Im 2. Lebensmonat spalten sie sich innerhalb der Kapsel anfangs nur in wenige Teilstücke (Fig. 141), dann bei enormer Massenzunahme immer mehr und mehr, so daß wir schließlich einen Haufen bis zu 50 Strängen erhalten, die bis auf die fehlende Lichtung vollkommen den Eindruck von Drüsenschläuchen machen. Sehr große Anhäufungen dieser soliden Drüsenschläuche sprengen eine Kapsel, so daß im geschechtsreifen Tier sich eingekapselte und nicht eingekapselte Kanälchenanlagen auffinden lassen. Ebenso können bis dahin getrennte Drüsenpakete durch excessives Wachstum sich einander nähern und verschmelzen. Man sieht in Fig. 142, welche einen Querschnitt der linken Niere eines jungen Lachses 617 Tage nach der Befruchtung darstellt, auf der linken Seite die hellen Kanälchen der funktionierenden Niere, auf der rechten eine solche Neubildung, welche über die Hälfte des ganzen Nierenquerschnittes einnimmt. Niemals ist ein Hohlwerden oder eine Bildung eines Malpighi'schen Körperchens zu beobachten gewesen, niemals eine Beziehung zu den Harnkanälchen, den primären Harnleitern oder den Geschlechtsorganen zu entdecken.

Was diese fraglichen Kanälchenanlagen bedeuten, darüber ist zur Stunde eine einwandfreie Meinung nicht auszusprechen. Ich (1896) habe sie seiner Zeit als rudimentäre Urnierenkanälchen aufgefaßt und deswegen die Kanälchen der bleibenden Niere als Nachnierenkanälchen angesprochen, welche zum Unterschied der Nachnierenkanälchen der Amnioten nicht mit dem sekundären, sondern mit dem primären Harnleiter in Verbindung treten. Swaen und Brachet (1901) sprechen die Vermutung aus, daß es sich bei ihnen um Gebilde ähnlich den Suprarenalkörpern der Selachier handeln könne; diese Vermutung hat vieles für sich. Ihre endgiltige Einreihung muß einstweilen noch dahingestellt sein.

18. Urniere der Ganoiden.

Die Urniere der Ganoiden tritt sehr spät auf; soweit es den vorhandenen Angaben, welche ich für Amia calva und Lepidosteus osseus bestätigen kann, zu entnehmen ist, erst in dem ausgeschlüpften Fisch; sie stellt das bleibende Harnorgan dar.

Zeit der Anlage.

Die Herkunft der Urnierenkanälchen ist unbekannt, nur so viel ist sicher, daß sie unabhängig sowohl vom primären Harnleiter als vom Cölomepithel entstehen (Balfour und Parker 1882, Jungersen 1893). Infolgedessen ist auch die Zeit ihres Auftretens nicht sehr genau zu bestimmen. Bei Lepidosteus finden sich die ersten Anlagen der Urnierenkanälchen zwischen dem 16. und 18. Tage der Entwickelung (Beard 1889); die Angaben nach den Tagen sind aber unendlich unsicher, da das Material des einen Autors sich rapid, das des anderen sich sehr langsam entwickelt hat. Das jüngste, von Jungersen (1894) beobachtete Urnierenstadium von Amia calva fand sich bei ausgeschlüpften Fischen von 10—11½ mm Länge, die Urniere war aber hier bereits in 16—17 Segmenten entwickelt, so daß die erste

Anlage der am weitesten kranial gelegenen Harnkanälchen noch weiter zurück verlegt werden muß, allerdings nicht sehr weit, denn die einzelnen Anlagen des 10—11 1/2 mm langen Fisches waren noch auf sehr junger Stufe, es war noch kein Hauptkanälchen in den primären Harnleiter durchgebrochen. Ebenso war bei einem jungen Acipenser sturio vom 11 cm Länge, 6 Tage nach dem Ausschlüpfen (Jungersen 1893), die Urniere schon in vollster Entwickelung begriffen, die vordersten Kanälchen waren sogar bereits in den primären Harnleiter durchgebrochen. Die Angaben stimmen mit Fürbringer's (1878) Beobachtungen überein, welcher bei einem offenbar ausgeschlüpften Acipenser ruthenus die Urniere bereits vollständig entwickelt fand.

Ort der Anlage.

Die Anlagen der Urnierenkanälchen beginnen bei Amia calva (Jungersen 1894) 16—17 Segmente, bei Acipenser sturio (Jungersen 1893) 3—4 Segmente hinter der Vorniere und reichen von da bis zur Kloake. Die einzelnen Anlagen treten allmählich in kranio-kaudaler Reihenfolge auf, so daß die vordersten bereits ausgebildet sind, wenn sich die hintersten noch in erster Anlage befinden.

Art der Anlage.

Die Anlagen sind streng segmental angeordnet, je eine Anlage in einem Segment, sie sind nach unserer Bestimmung als sich entwickelnde Hauptkanälchen aufzufassen; sie liegen dorsal und etwas medial zum primären Harnleiter. In ihrem ersten Auftreten bestehen sie bei Amia calva (Jungersen 1894) aus länglichen, anfangs soliden Zellhaufen, die sich später zu Röhrchen umwandeln; das laterale Ende der Röhre wächst auf den primären Harnleiter zu und bricht in denselben durch, das mediale Ende erweitert sich und bildet die Anlage der Bowman'schen Kapsel, in welche ein direkter Ast der Aorta eintritt und später sich aufknäuelt. In dieser Art der Entwickelung zeigt sich eine vollständige Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Teleostiern. Merkwürdigerweise wechseln ziemlich regelmäßig etwas größere und mehr entwickelte Urnierenkanälchen mit kleineren und weniger entwickelten ab, meistens so, daß ein kleineres der linken Seite einem größeren der rechten Seite gegenüberliegt und umgedreht. Der Durchbruch des lateralen Endes in den primären Harnleiter ist bei jungen Amiae von 15—16,5 mm Länge (Jungersen 1894) erfolgt.

Die Nephrostomalkanälchen entwickeln sich als hohle Ausstülpungen der Bowman'schen Kapsel gegen die Cölomwand zu. Sie erscheinen relativ spät und brechen deshalb auch viel später, als die Hauptkanälchen sich mit dem primären Harnleiter verbinden, in die Leibeshöhle durch. Ein junger Lepidosteus von 15 mm Länge hatte noch keine Nephrostome (Balfour und Parker 1882), bei Acipenser sturio fand Jungersen (1893) bei jungen Fischen von 11 mm Länge und 6 Tage nach dem Ausschlüpfen die am weitesten kranial gelegenen Urnierenkanälchen ohne Nephrostomalkanälchen, die nächstfolgenden, welche am stärksten entwickelt und am meisten geschlängelt waren, besaßen Nephrostomalkanälchen, welche sich aber noch nicht in die Leibeshöhle geöffnet hatten (Fig. 143), die am weitesten kaudal gelegenen Kanälchen hatten nur eine Andeutung von einem Nephro-

stomalkanälchen; junge Fische von 12 mm Länge zeigten die ersten Nephrostome. Bei Amia zeigen schon in jungen Fischen von 10 bis 11,5 mm Länge (JUNGERSEN 1894) die Urnierenkanälchen Anlagen von Nephrostomalkanälchen, die aber das Cölomepithel noch nicht erreichen. Fische von 15

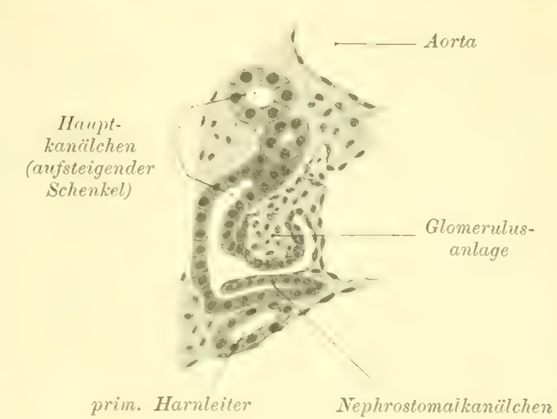


Fig. 143. Teil eines Querschnittes durch einen 6 Tage alten Acipenser sturio nach JUNGERSEN (1893). Das Urnierenkanälchen ist bereits entwickelt, im Schnitt ist nur das MALPIGHI'sche Körperchen und der aufsteigende Schenkel des Hauptkanälchens getroffen, das sekundäre Nephrostomalkanälchen ist noch nicht in die Leibeshöhle durchgebrochen.

bis 16,5 mm Länge zeigen in allen Urnierensegmenten Nephrostomalkanälchen mit offenen Nephrostomen. Nach ihrer ganzen Entwickelung müssen wir diese Nephrostomalkanälchen sämtlich als sekundär entwickelte bezeichnen. Die Nephrostome sollen im erwachsenen Tier zurückgebildet werden (LEYDIG 1853, SEMPER 1875, LEBEDINSKY 1895, JUNGERSEN 1900) und nur bei Amia persistieren (JUNGERSEN 1900).

Die weitere Ausbildung der Urniere besteht in einem Längenwachstum der Bestandteile des einzelnen Urnierensegmentes, hauptsächlich des Hauptkanälchens. Letzteres bildet zunächst eine Schlinge, an der ein aufsteigender (vom MALPIGHI'schen Körperchen kommender) und ein absteigender (zum primären Harnleiter verlaufender) Schenkel zu unterscheiden sind, später treten sekundäre Schlingen, namentlich am Scheitel der primären, auf (Fig. 143 u. 144). Durch die Schlängelung entstehen Knäuel, welche mit den vorhergehenden und nachfolgenden Knäueln zur Berührung kommen und schließlich in ihrer Gesamtheit eine ein-

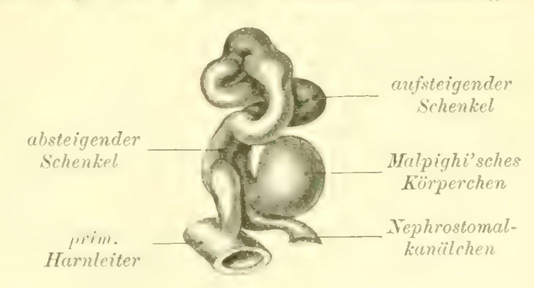


Fig. 144. Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens eines 9 Tage alten Acipenser sturio nach JUNGERSEN (1893.)

heitliche Drüsenmasse darstellen, in welcher die ursprüngliche Segmentierung verloren geht. Bei Lepidosteus verwachsen auch die kaudalen Partieen der rechten und linken Niere zu einem unpaaren Organ (BALFOUR und PARKER 1882).

Die Bildung von sekundären Urnierensegmenten findet sich nirgends verzeichnet, dagegen könnte man aus den Angaben von LEBEDINSKX (1895) auf die Anwesenheit sekundärer Urnierenanlagen bei älteren Larven von Calamoichthys calabarica schließen: dort sollen

sich nämlich mehrere Harnkanälchen in einem Sammelrohr zur gemeinsamen Mündung in den primären Harnleiter vereinigen.

Rückbildung.

Ueber Rückbildungserscheinungen an der Urniere machen nur Balfour und Parker (1882) bei Lepidosteus Angaben. In einem jungen Fisch von 11 cm Länge reichte die Urniere nach vorn nicht mehr wie früher bis zum Ovarium, dagegen lag in ihrer Fortsetzung ein lymphatisches Gewebe, das den Platz des kranialen Urnierenabschnittes einnahm. Das Verhältnis zwischen lymphatischem Gewebe und Urniere ist so, daß das erstere die vorderen $^2/_5$, die letztere die hinteren $^3/_5$ der Leibeshöhle einnimmt. Mit dieser thatsächlich beobachteten Rückbildung des kranialen Urnierenabschnittes stimmen die Bestimmungen Jungersen's (1893) überein, welcher die vordersten Urnierenkanälchen bei Acipenser sturio gegenüber den nachfolgenden in der Entwickelung zurückgeblieben findet; es ist eine bekannte Thatsache, daß die Harnkanälchen, seien es nun Vornierenkanälchen oder Urnierenkanälchen, welche später zurückgebildet werden, in der Entwickelung zurückbleiben und sehr häufig überhaupt keine volle Ausbildung erreichen.

19. Urniere der Selachier.

Die Urniere der Selachier wird zur bleibenden Niere, sie muß relativ früh zur vollen Entwickelung gelangen da die Vorniere niemals eine Funktion ausübt. Sie zeigt deshalb, wie wir in dem allgemeinen Kapitel festgestellt haben, außerordentlich klare Verhältnisse, wie sie kein anderes Wirbeltier in seiner Urniere aufweist. Die Abstammung ihrer Kanälchen aus den Ursegmentstielen ist hier außer allen Zweifel gestellt, die Kanälchen entstehen teils durch direkte Umwandlung (Sedgwick 1880), teils durch Auswachsen aus denselben. Infolgedessen sind sie streng segmental angeordnet, immer ein Kanälchen in einem Segment.

Entwickelung und Schicksale der Ursegmentstiele schildere ich nach den Befunden Rabl's (1896) an Pristiurus.

Mutterboden.

Ursegment, Ursegmentstiel und Seitenplatte lagern zur Zeit der Vornierenentwickelung annähernd in einer Fluchtlinie. Der Ursegmentstiel läuft von der lateral und ventral liegenden Seitenplatte zu dem medial und dorsal gelegenen Ursegment (siehe Fig. 88 p. 147); dabei ist Stiel nicht genau quer gerichtet, sondern schief, seine Verbindung der mit dem Ursegment liegt mehr kranial, seine Verbindung mit der Seitenplatte mehr kaudal. Bis zum Einsetzen der Urnierenentwickelung behält die Seitenplatte ihre Lage bei, das Ursegment aber wird verlagert, zunächst passiv nach außen durch die zwischen Medullarrohr und Ursegment sich einschiebenden Mesenchymzellen (Fig. 145), zweitens vergrößert es aktiv seinen dorsoventralen Durchmesser und schiebt infolgedessen seinen ventralen Abschnitt, welcher in den Ursegmentstiel übergeht, zwischen Ektoderm und Seitenplatte ventralwärts vor. Da die Seitenplatte ihre Lage beibehält, muß der Ursegmentstiel durch diese Umlagerungen um 90° gedreht werden und dadurch horizontal zu liegen kommen, er verbindet sich infolgedessen

nunmehr auf seiner medialen Seite mit der Seitenplatte, auf seiner lateralen mit dem Ursegment (Fig. 145). Durch diese Drehbewegung

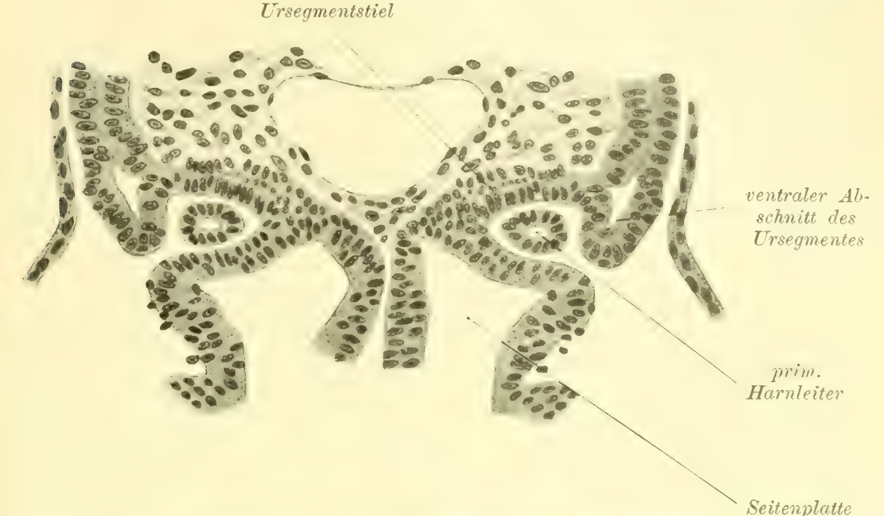


Fig. 145. Querschnitt eines Pristiurusembryos mit ungefähr 78 Ursegmentpaaren, in der Höhe des 9. oder 10. Segmentes; nach RABL (1896). Vergr. 280:1. Durch die Verlagerung des Ursegmentes ektodermal- und ventralwärts und infolge des Verbleibens der Seitenplatte an ihrem Platze wird der Ursegmentstiel um 90 Grad gedreht; er verläuft nunmehr von der Seitenplatte horizontal nach außen.

ändert sich auch die Lagebeziehung des primären Harnleiters zum Ursegmentstiel. Solange er als Ausführungsgang der Vorniere funktionierte, lag er unmittelbar lateral vom Ursegmentstiel, nach der Drehung wird er von demselben überlagert und liegt jetzt an der ventralen Seite desselben. Ein Vergleich der Figg. 88 und 145 wird diese Verlagerung sofort klarlegen.

Die Zahl der angelegten Ursegmentstiele entspricht selbstverständlich der Zahl der Ursegmente, es bleiben aber nicht alle Ursegmentstiele erhalten. Erstens treten die kaudal von der Verbindung des primären Harnleiters mit der Kloake gelegenen Ursegmentstiele nur zum allergeringsten Teil in die Bildung von Urnierenkanälchen ein (bei Torpedo nach RÜCKERT (1888) überhaupt nicht), sie werden infolgedessen größtenteils zurückgebildet, zweitens lösen sich die vordersten 7—8 Ursegmentstiele unter Verlust der Lichtung vollständig im Mesenchymgewebe auf (VAN WIJHE 1889, RABL 1896). So wandeln sich gewöhnlich nur 35—36 Ursegmentstiele zu Urnierenkanälchen um, und die Urnierenentwickelung beginnt erst im 8. oder 9. Rumpfsegment. Zwischen den vordersten 7—8 Ursegmentstielen, welche zurückgebildet werden, und den folgenden, welche zur Bildung von Urnierenkanälchen kommen, besteht schon ziemliche Zeit vor der eigentlichen Urnierenentwickelung (Embryonen von Pristiurus mit 62—63 Ursegmentpaaren) folgender charakteristischer histologischer Unterschied: die von der Somatopleura gebildete parietale Wand der letzteren ist bedeutend dicker als die von der Splanchnopleura gebildete viscerale, sie besteht wie die Cutislamelle des Ursegmentes aus einem hohen einschichtigen Cylinderepithel, die viscerale Wand

besitzt nur in ihrem medialen Teile ein niedriges kubisches Epithel, ihr lateraler Teil geht direkt in das Sklerotom über (Fig. 145); von diesem Unterschiede zeigen die vordersten 7—8 Ursegmentstiele nichts.

Die Auflösung des 1.—7. resp. 8. Ursegmentstieles in Mesenchymgewebe beginnt bei Embryonen mit 52 Ursegmentpaaren, bei denen bereits die beiden ersten Ursegmentstiele verschwunden sind, und ist wahrscheinlich bei Embryonen mit mehr als 87 Ursegmentpaaren abgeschlossen.

Die hinter der Mündung des primären Harnleiters in die Kloake gelegenen Ursegmentstiele, welche in die Bildung von Urnierenkanälchen eintreten — es sind höchstens 3 — liefern nur rudimentäre Anlagen von ganz kurzem Bestand.

Zeit der Anlage.

Da das Urnierenkanälchen de facto in dem Ursegmentstiel vorgebildet ist und ein Teil des letzteren direkt, ohne sich zu ändern, zu einem Kanälchenabschnitt wird, ist die Festsetzung des Zeitpunktes der Urnierenentwickelung der Willkür des einzelnen Autors überlassen. Ich setze den Beginn der Entwickelung auf den Zeitpunkt, in welchem sich der Ursegmentstiel von dem sekundären Ursegment löst, denn erst in diesem Augenblicke wird er zum selbständigen Wachstum und damit zur Kanälchenbildung befähigt. Auch wenn man mit Rabl (1896) den Beginn der Urnierenkanälchenentwickelung an das Auftreten des Unterschiedes zwischen parietaler und visceraler Wand des Ursegmentstieles, d. h. früher setzt, als ich das thue, erfolgt die erste Anlage der Urniere doch jenseits des Höhenstadiums der Vornierenentwickelung, und wir müssen deshalb sagen, daß bei den Selachiern die Urnierenentwickelung erst einsetzt, nachdem die Rückbildung der Vorniere begonnen hat: das Bedürfnis nach einem Harnorgan macht sich also erst sehr spät geltend. Die Loslösung der Ursegmentstiele von den Ursegmenten wird verschieden angegeben. Rabl (1896) findet sämtliche Ursegmentstiele eines Pristiurusembryos mit 78 Ursegmentpaaren noch in Verbindung mit den Ursegmenten, dagegen sämtliche Ursegmentstiele bei Embryonen mit 83 Ursegmentpaaren abgelöst. Die Ablösung der Ursegmentstiele muß also fast gleichzeitig oder rasch hintereinander erfolgen. Dasselbe meldet Rückert (1888) von Torpedo, im Beginne des Stadiums V (6 Visceraltaschen, sämtlich offen) sind die vordersten 15 Ursegmentstiele abgegliedert, am Ende des Stadiums V sind alle, mit Ausnahme der 5 letzten, abgesetzt. Dagegen läßt van Wijhe (1889) die Loslösung bei Embryonen von Pristiurus mit 49 Ursegmentpaaren eintreten, bei Embryonen mit 49—60 Ursegmentpaaren haben sich die 4 ersten, bei Embryonen von 63 Ursegmentpaaren die 6 ersten, von 71 Ursegmentpaaren die 23 ersten, bei Embryonen von 73 Ursegmentpaaren die 26 ersten und bei Embryonen mit 76 und mehr Ursegmentpaaren sämtliche Ursegmentstiele im Urnierenbereiche abgelöst.

Art der Entwickelung.

Die Abgliederung scheint nach den Modellen Rabl's (1896) so vor sich gehen, daß der Ursegmentstiel zunächst durch eine kaudalwärts gerichtete winklige Einknickung in zwei Abschnitte getrennt wird, einen weiteren medialen, welcher mit der Seitenplatte in Zu-

sammenhang steht, und einen lateralen engeren (später soliden, RÜCKERT 1888), welcher mit dem Ursegment verbunden ist. Durch Auflösung des lateralen engeren Abschnittes in Mesenchymgewebe wird der mediale Abschnitt des Ursegmentstieles frei und stellt nun ein schief nach hinten gerichtetes Röhrchen dar, das in offener Verbindung steht mit dem Cölom der Seitenplatte, lateralwärts blind endigt und mit seinem blinden Ende auf dem primären Harnleiter aufliegt (Fig. 146 u. 147). Die Parietalwand dieses Röhrchens ist vollständig und besteht



Fig. 146. Querschnitt eines Pristiurusembryos mit 78 Ursegmentpaaren, in der Höhe des 2. Urnierensegmentes, nach RABL (1896). Vergr. 280:1.

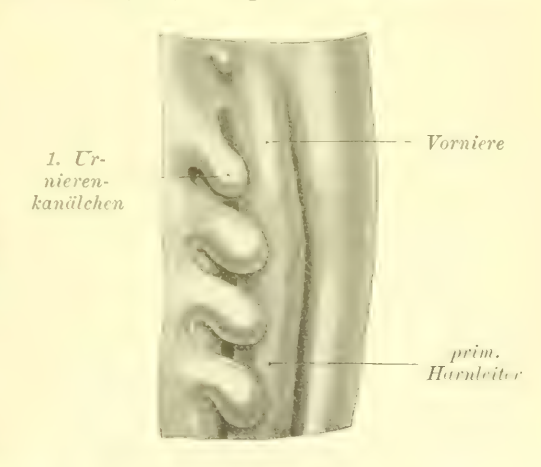


Fig. 147. Modell der Vorniere und der vordersten Urnierenkanälchenanlagen eines Pristiurusembryos mit 83 Ursegmentpaaren, nach RABL (1896). Vergr. 150:1. Die Vorniere ist in Rückbildung und im Modell nicht mehr vom primären Harnleiter abzugrenzen. Die Ursegmentstiele haben ihre Verbindung mit den Ursegmenten aufgelöst und erscheinen als schräg lateral- und kaudalwärts gerichtete Blindsäckchen, welche sich mit ihrem Ende auf den primären Harnleiter auflegen.

aus einem hohen Cylinderepithel, die Visceralwand dagegen ist unvollständig, sie besteht zwar in der Nähe der Seitenplatte aus einem niedrigen kubischen Epithel, weiter lateralwärts dagegen ist sie unterbrochen, und die dadurch entstandene Lücke ist durch Mesenchymgewebe ausgefüllt (Pristiurus, RÜCKERT 1888, RABL 1896; Torpedo, RÜCKERT 1888, H. E. ZIEGLER 1888); die genaueren Verhältnisse sind in der schematischen Fig. 148a eingetragen. Die Ausfüllung der Lücke beginnt unmittelbar nach der Loslösung, und mit ihr setzt nach meiner Anschauung die Bildung des Urnierenkanälchens ein. Die Ausfüllung erfolgt so, daß die Parietalwand infolge lebhafter Zellvermehrung umbiegt und allmählich der Visceralwand entgegenwächst (RÜCKERT 1892, RABL 1896). Fig. 148 giebt 3 schematisierte Stadien des sich bildenden Verschlusses nach RABL (1896) wieder. Fig. a

zeigt den Ursegmentstiel noch in Zusammenhang mit dem Ursegment. aus dem dorsalen Teil des Visceralblattes hat sich das Sklerotom

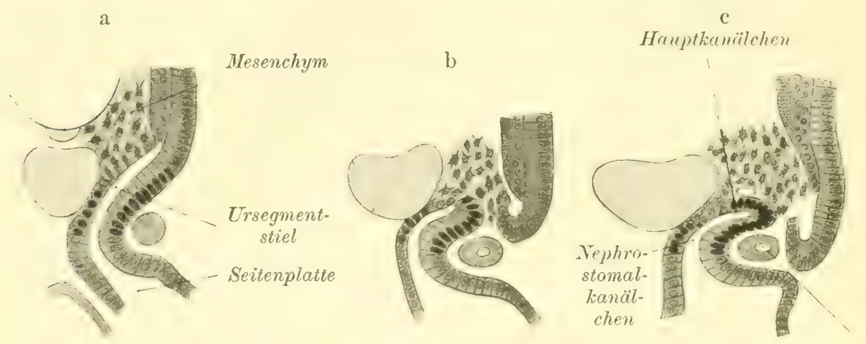


Fig. 148a, b, c. Drei Schemata zur Erklärung der Umwandlung des Ursegmentstieles in eine Urnierenkanälchenanlage. Nach RABL (1896). Der Ursegmentstiel (durch die dunklere Färbung der Zellkerne hervorgehoben) löst sich vom Ursegmente, der größte Teil seiner Splanchnopleuraelemente wird in Mesenchymgewebe umgewandelt, und es entsteht dadurch eine Lücke in seiner Wand, welche durch Auswachsen der sich umschlagenden Somatopleura geschlossen wird.

entwickelt, Fig. b zeigt die Loslösung des Stieles vom Ursegment und das Umklappen des Parietalblattes, Fig. c zeigt die Umwachsung beinahe vollendet, die dorsale Lücke des Visceralblattes ist bis auf eine schmale Stelle ausgefüllt und das Sklerotom von der Begrenzung des Urnierenkanälchens fast ausgeschlossen. Aus dieser Darstellung ergiebt sich ohne weiteres, daß sich die beiden Blätter des Ursegmentstieles in ganz verschiedener Weise an dem Aufbau des Urnierenkanälchens beteiligen. Die Splanchnopleura bildet eigentlich nur die mediale Umgrenzung des späteren Nephrostoms, während die Somatopleura alles übrige, namentlich das für die weitere Entwickelung des Urnierenkanälchens so wichtige blinde Ende der Anlage, das sog. Urnierenbläschen, aus welchem Hauptkanälchen und MALPIGHI'sches Körperchen hervorgehen, bildet. Daß dieses blinde Ende wirklich nur Elemente der Somatopleura enthält, geht auch aus einem zufälligen Befunde hervor, RÜCKERT (1888) fand bei einem Torpedoembryo schon vor der Abgliederung des Ursegmentes ein frühzeitiges Auswachsen des Ursegmentstieles: man sieht in Fig. 149 den

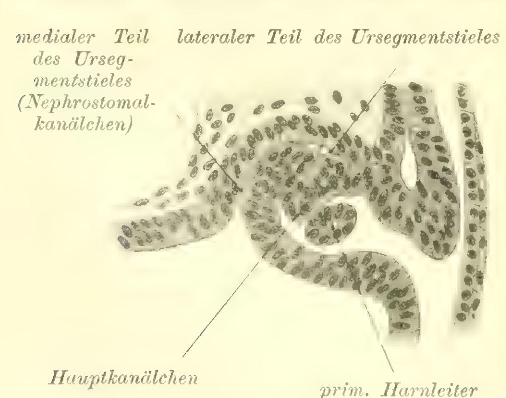


Fig. 149. Querschnitt eines Torpedoembryos mit 6 offenen Kiementaschen. Nach RÜCKERT (1888). Die Anlage des Hauptkanälchens tritt bei diesem Embryo, zufällig vor Loslösung des Ursegmentstieles von seinem Ursegment ein und stellt eine deutliche Ausstülpung der Somatopleura dar.

Ursegmentstiel noch mit Ursegment und Seitenplatte in Verbindung, von seinem Parietalblatt wächst gegen den primären Harnleiter eine Ausbuchtung vor, welche das blinde Ende des späteren Urnierenkanälchens bildet. Wir sind also in keiner Weise zu der Ansicht berechtigt, daß sich der Ursegmentstiel tale quale in das Urnierenkanälchen umwandelt, im Gegenteil der Ursegmentstiel hat eine Reihe beträchtlicher Umwandlungen durchzumachen, ehe er zum Urnierenkanälchen wird, und alle Umwandlungsprozesse sind in letzter Linie auf eine Ausbuchtung der Somatopleura zurückzuführen. Daß diese Ausbuchtung nicht so bemerkbar wird, wie die ähnliche Ausbuchtung, welche zur Bildung der Vornierenkanälchen führt, liegt in dem Umstand begründet, daß die Ausbuchtung erst nach Loslösung des Ursegmentes und dem Austritt der Sklerotomelemente erfolgt. Wo durch einen Zufall die Loslösung des Ursegmentes später erfolgt, tritt auch die Anlage des Urnierenkanälchens, wie in dem Rückert'schen Fall (Fig. 149), als deutliche Ausbuchtung der Somatopleura auf. Wer auf dem Standpunkte steht, daß jeder Ursegmentstiel die Anlage eines Urnierenkanälchens bedeutet, der kommt dann allerdings zu Anschauungen über die Ausdehnung der Urniere, die nicht stichhaltig sind.

Die Zahl der Urnierenkanälchenanlagen wechselt bei den einzelnen Arten, Pristiurus besitzt 34–36 (van Wijhe 1889, Rabl 1896), Acanthias 32—34 (Semper 1875, Balfour 1878), Scyllium canicula 29? (Balfour 1878), Torpedo 35 (Rückert 1888). Beide Seiten desselben Embryos zeigen nicht immer dieselbe Zahl der Anlagen (Rabl 1896). Die erste Anlage liegt bei fast sämtlichen Vertretern unmittelbar hinter dem Ostium abdominale des primären Harnleiters.

Verbindung der Urnierenkanälchen mit dem primären Harnleiter.

Die so angelegten primitiven Urnierenkanälchen legen sich von der dorsalen Seite her auf den primären Harnleiter auf (Fig. 147) und verschmelzen mit ihm, die Verbindungsstelle entspricht nicht dem blinden Ende des Urnierenkanälchens, sondern liegt etwas medialwärts von ihm (Semper 1875). Die Verbindung zwischen

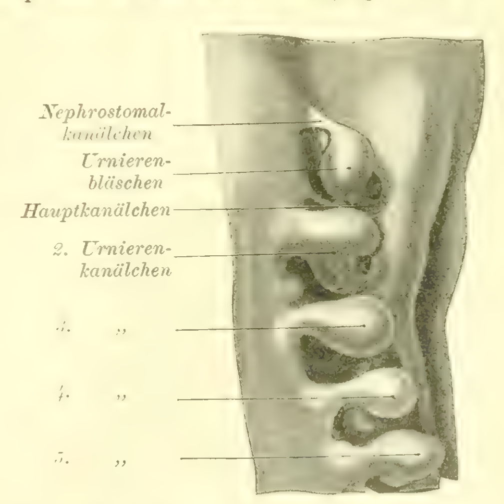


Fig. 150. Modell der 5 ersten Urnierenkanälchen eines männlichen Embryos von Pristiurus von ca. 17 mm Länge. Nach Rabl (1896). Vergr. 150:1. Nur die beiden ersten Urnierenkanälchen liegen so günstig, daß man alle drei Bestandteile des fertig ausgebildeten Urnierenkanälchens übersehen kann, Nephrostomalkanälchen, Urnierenbläschen und Hauptkanälchen.

Urnierenkanälchen und primärem Harnleiter ist anfangs nur eine kurze Brücke, wächst aber sehr schnell in die Länge und wird zum Urnieren-

hauptkanälchen, gleichzeitig erweitert sich das blinde, überhängende Ende etwas und bildet das Urnierenbläschen (RABL 1896), aus welchem die BOWMAN'sche Kapsel entsteht. Damit ist die Anlage des Urnierenkanälchens beendet, es besteht aus drei Teilen, dem aufsteigenden Schenkel (Nephrostomalkanälchen), welcher durch das Nephrostom in die Leibeshöhle mündet und welcher teilweise dem ehemaligen Ursegmentstiel entspricht, zweitens dem Urnierenbläschen, welches das neugebildete blinde Ende des Ursegmentstieles darstellt (BOWMAN'sche Kapsel), und endlich dem absteigenden Schenkel, welcher gleichfalls neu entwickelt ist und in den primären Harnleiter mündet (Hauptkanälchen) [Fig. 150]. Infolge des

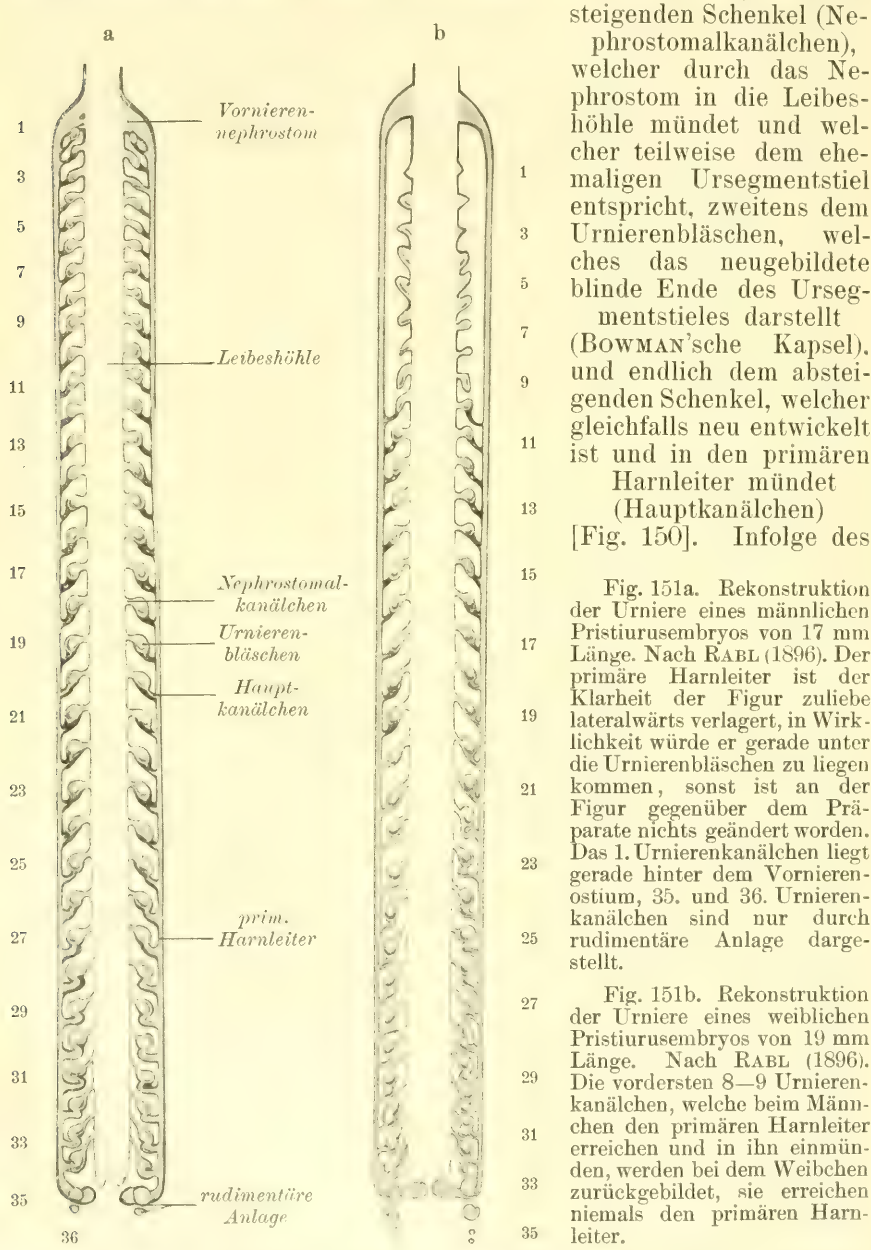


Fig. 151a. Rekonstruktion der Urniere eines männlichen Pristiurusembryos von 17 mm Länge. Nach RABL (1896). Der primäre Harnleiter ist der Klarheit der Figur zuliebe lateralwärts verlagert, in Wirklichkeit würde er gerade unter die Urnierenbläschen zu liegen kommen, sonst ist an der Figur gegenüber dem Präparate nichts geändert worden. Das 1. Urnierenkanälchen liegt gerade hinter dem Vornierenostium, 35. und 36. Urnierenkanälchen sind nur durch rudimentäre Anlage dargestellt.

Fig. 151b. Rekonstruktion der Urniere eines weiblichen Pristiurusembryos von 19 mm Länge. Nach RABL (1896). Die vordersten 8—9 Urnierenkanälchen, welche beim Männchen den primären Harnleiter erreichen und in ihn einmünden, werden bei dem Weibchen zurückgebildet, sie erreichen niemals den primären Harnleiter.

von Anfang an schief kaudalwärts gerichteten Verlaufes des Ursegmentstieles kommt die Mündung des Urnierenkanälchens in den primären Harnleiter weiter schwanzwärts zu liegen als die Mündung in

die Leibeshöhle (Fig. 150), gewöhnlich in das Bereich des nächstfolgenden Segmentes.

Der Durchbruch der einzelnen Kanälchen in den primären Harnleiter erfolgt in kraniokaudaler Richtung. Er beginnt schon vor Anfang des Stadiums L (Balfour 1878) bei Embryonen von Pristiurus mit 99 Ursegmentpaaren und ist bei Embryonen mit 104 Ursegmentpaaren und 14 mm Länge beendet (van Wijhe 1889).

Nicht alle Urnierenkanälchen brechen in den primären Harnleiter durch. Das gilt zunächst von den ganz rudimentär entwickelten Kanälchen, die hinter der Kloakenverbindung des primären Harnleiters gelegen sind. Da hier keine Leibeshöhle vorhanden ist, besitzen diese Kanälchen keinen aufsteigenden Schenkel, und da sie nicht in Verbindung mit dem primären Harnleiter kommen, bilden sie auch keinen absteigenden Schenkel, so daß diese Kanälchen nur aus dem Urnierenbläschen bestehen; sie gehen später sämtlich zu Grunde. Das gilt ferner von den vordersten Urnierenkanälchen im weiblichen Geschlecht. Schon bei Pristiurusembryonen, wo noch keine Spur einer Keimdrüsendifferenzierung vorhanden ist, kann man an dem Verhalten der vordersten Urnierenkanälchen das Geschlecht bestimmen (Balfour 1878, Rabl 1896). Bei dem Männchen treten alle im Bereiche des primären Harnleiters angelegten Urnierenkanälchen mit diesem in Verbindung, beim Weibchen erreichen die 7—9 vordersten Urnierenkanälchen niemals den primären Harnleiter, es kommt bei ihnen niemals zur Bildung eines absteigenden Schenkels, sie bleiben rudimentär. Ich gebe in Fig. 151a und b die Rekonstruktion der Urniere eines männlichen und eines weiblichen Embryos von Pristiurus nach Rabl (1896) wieder. Man sieht bei dem männlichen Embryo das erste Urnierenkanälchen in gleicher Höhe mit dem oder den Vornierennephrostomen, bei dem weiblichen ist zwischen dem ersten ausgebildeten Urnierenkanälchen und dem Vornierennephrostom (Ostium abdominale tubae) ein großer Zwischenraum, welcher auf der rechten Seite von 9, auf der linken von 8 rudimentären Urnierenkanälchen eingenommen wird. Die männliche Urniere ist um 7—9 Segmente größer als die weibliche.

Beide Rekonstruktionen zeigen ferner, daß die Ausbildung der einzelnen Urnierenkanälchen nicht durchgehends die gleiche ist. Im allgemeinen nehmen die Kanälchen in kraniokaudaler Richtung an Größe zu, im besonderen machen sich folgende Unterschiede geltend: in den kranialen zwei Dritteln sind Nephrostome und Nephrostomalkanälchen weiter als in dem kaudalen Drittel der Urniere, der Uebergang erfolgt nicht plötzlich, sondern allmählich in der Höhe des 22.—24. Segmentes (Rabl 1896), s. Fig. 151a. Dagegen sind die Urnierenbläschen im vorderen Drittel kleiner als in den beiden hinteren. Der absteigende Schenkel ist in den Kanälchen des kaudalen Drittels sehr viel weiter als in den beiden vorderen Dritteln, wo er nicht immer eine Lichtung erkennen läßt. Die Nephrostome sind bald weit voneinander gerückt, bald einander genähert, die Entfernung zwischen ihnen ist in der Mitte am größten und nimmt von hier kranial- und kaudalwärts ab (Rabl 1896).

Weiterentwickelung der Urnierenkanälchen.

Mit dem Durchbruch des Urnierenkanälchens in den primären Harnleiter ist das Urnierensegment ausgebildet. Die noch weiter

fortschreitende Entwickelung betrifft einmal die weitere Ausbildung des einzelnen Kanälchens und zweitens das Verhalten der Kanälchen zu dem primären Harnleiter. Die Umwandlung des primitiven Urnierenkanälchens in ein definitives tritt bei Pristiurusembryonen von 17 mm Länge ein (Rabl 1896), sie erfolgt bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise. Von der Umwandlung sind natürlich die vorderen rudimentären Kanälchen des Weibchens ausgeschlossen. Zunächst beginnt der absteigende Schenkel sich gegen das Urnierenbläschen abzusetzen und dann in seinem proximalen, d. h. gegen das Bläschen zu gelegenen Teil aufzuknäueln (Embryonen von 25,3 mm Länge).

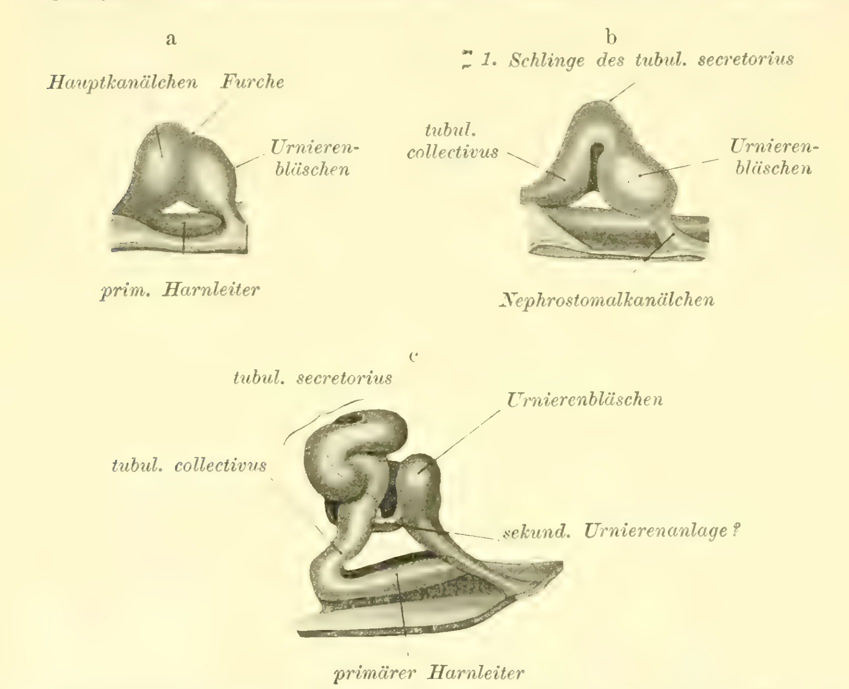


Fig. 152a, b, c. Das 25. Urnierenkanälchen von 3 verschieden alten männlichen Pristiurusembryonen, nach Rabl (1896). Vergr. 140:1. a zeigt die Absetzungsfurche zwischen Hauptkanälchen und Urnierenbläschen. b zeigt die beginnende Scheidung des Hauptkanälchens in Tubulus collectivus und Tubulus secretorius. c zeigt die Scheidung ausgesprochen. Von dem Urnierenkanälchen zieht ein Strang kaudalwärts, welcher vielleicht mit der Bildung eines sekundären Urnierenkanälchens in Zusammenhang steht.

Der absteigende Schenkel wird dadurch in zwei Teile zerlegt, die wir nach der allgemeinen Nomenklatur als Tubulus secretorius (proximaler Abschnitt) und Tubulus collectivus (distaler Abschnitt, Sammelröhrchen) bezeichnen. Das Sammelröhrchen schiebt seine Ausmündung in dem primären Harnleiter allmählich weiter kaudalwärts. In Fig. 152 gebe ich drei Rekonstruktionen Rabl's wieder, welche das 25. Urnierenkanälchen von 3 verschieden alten Embryonen zeigen, sie stammen sämtlich von männlichen Embryonen, a von einem Embryo von 17 mm Länge, b von einem Embryo von 22,5 mm Länge und endlich c von einem Embryo von 25,3 mm Länge. In a ist die Furche zu sehen, welche den absteigenden Schenkel gegen das Ur-

nierenbläschen absetzt, in b hat der absteigende Schenkel eine erste Schlinge gebildet, in c bereits eine zweite. Der nicht in den Knäuel einbezogene Teil des absteigenden Schenkels ist das Sammelröhrchen. Der aufsteigende Schenkel, der vom Cölom zum Urnierenbläschen führt, der also dem Nephrostomalkanälchen entspricht, ist stark in die Länge gezogen und stellt jetzt ein deutliches Kanälchen dar. Bei Acanthias scheint die Aufknäuelung des absteigenden Schenkels erst später einzutreten, wenigstens traf LEYDIG (1852) bei Embryonen von 1 Zoll Länge denselben noch wenig oder gar nicht gewunden. Dagegen bildet sich bei älteren Embryonen von 8—9 cm Länge und jungen Tieren von 18 cm Länge in beiden Geschlechtern nach HALLER (1901) im absteigenden Schenkel neben dem ersten ein zweiter Knäuel, dessen Schlingen durch eine Endothelkapsel dicht zusammengehalten werden. HALLER unterscheidet deshalb im Urnierenkanälchen das Nephrostom, das Nephrostomalkanälchen, das MALPIGHI'sche Körperchen, dann eine ziemlich gestreckte Kanalstrecke, die von dem letzteren zu dem ersten Knäuel verläuft, dann den zweiten Knäuel, der ohne einen dazwischen geschalteten geraden Kanalabschnitt sich direkt an den ersten anschließt, und endlich das Sammelröhrchen.

Histologische Differenzierung.

Die histologische Differenzierung der einzelnen Abschnitte der Urnierenkanälchen setzt sehr spät ein. RABL (1896) fand bei einem Pristiurusembryo von 30 mm Länge weder eine Flimmerung, nicht einmal am Nephrostom, noch irgendwelche Differenzierung am Epithel der einzelnen Abschnitte des Urnierenkanälchens. LEYDIG (1852) findet bei einem Acanthiasembryo von 1' 4" Länge Flimmerhaare in dem Kanälchen, und zwar wahrscheinlich immer nur ein Flimmerhaar auf einer Zelle. HALLER (1901) findet bei Akanthiasembryonen von 8—9 cm Länge und jungen Tieren von 18 cm Länge Flimmerung an den Nephrostomen und Nephrostomalkanälchen, ferner folgende Veränderungen am Epithel des Hauptkanälchens: 1) die gerade Kanalstrecke zwischen MALPIGHI'schem Körperchen und erstem Knäuel gliedert sich in zwei Abschnitte, den proximalen, am MALPIGHI'schen Körperchen gelegenen Abschnitt, von einem hohen flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet, den am Knäuel gelegenen Abschnitt mit kubischem nicht flimmerndem Epithel, dessen Zellen eine durch den ganzen Zellleib hindurchgehende Streifung des Protoplasmas besitzen und verschiedene Sekretionszustände erkennen lassen. Die Schlingen des ersten Knäuels sind von charakteristischem Nierenepithel — Streifung des Protoplasmas am basalen Ende — ausgekleidet, die Schlingen des zweiten Knäuels besitzen wieder ein niedriges kubisches Epithel, dessen Protoplasma durch die ganze Länge des Zellleibes gestreift ist.

Anlage des MALPIGHI'schen Körperchens.

Die Anlage des MALPIGHI'schen Körperchens beginnt bei Pristiurusembryonen von 22 mm Länge. Ich citiere seine Entwickelung ausschließlich nach RABL (1896). Wir hatten festgestellt, daß zwischen absteigendem und aufsteigendem Schenkel sich das sog. Urnierenbläschen entwickelt, dieses Urnierenbläschen wird durch einen Glomerulus eingestülpt und dadurch zu einem MALPIGHI'schen Körperchen umgewandelt. Der Ort der Einstülpung wechselt zwar, erfolgt aber

niemals im Bereiche der lateralen und ventralen Wand des Urnierenbläschens. Die dorsale mediale und auch die vordere Wand des Urnierenbläschens, an welchen die Einstülpung eintreten kann, werden von einem einschichtigen Plattenepithel gebildet, sobald aber die Einstülpung beginnt, wandelt sich das Plattenepithel in ein Cylinderepithel um. Rabl hat den Eindruck gewonnen, als ob die eindringenden Gefäßschlingen einen formativen Reiz auf das Epithel des Urnierenbläschens ausübten.

Mit der Ausbildung des Malpighischen Körperchens und der Knäuelung des absteigenden Schenkels sind alle typischen Bestandteile des definitiven Urnierenkanälchens gebildet. Infolge seiner Entfaltung beansprucht das Urnierenkanälchen einen beträchtlichen Raum und kommt dadurch mit dem vorangehenden und dem nachfolgenden Urnierenkanälchen in innige Berührung; die Urniere wird zu einem kompakten Organ, das makroskopisch durch eine Querstreifung noch die Zusammensetzung aus den einzelnen Urnierensegmenten erkennen läßt.

Der eigentliche Drüsenabschnitt des Urnierenkanälchens ist der Tubulus secretorius. Das Malpighi'sche Körperchen übernimmt die filtratorische Funktion, das Sammelröhrchen die Rolle des Ausführungsganges. Welchen Anteil das Nephrostomalkanälchen an der Funktion des einzelnen Urnierensegmentes nimmt, ist nicht mit Bestimmtheit zu definieren,

Fig. 153. Rekonstruktion eines männlichen Pristiurusembryos von 25,3 mm Länge. Nach Rabl (1896). Der primäre Harnleiter ist der Klarheit der Figur wegen lateralwärts verlagert worden, in Wirklichkeit würde er gerade unter den Urnierenbläschen liegen, sonst ist an der Figur gegenüber dem Modell nichts geändert worden. Die Urniere zerfällt in 3 Abschnitte, in der Figur mit *I*, *II* und *III* bezeichnet. Der 1. Abschnitt umfaßt die Kanälchen 1—9, die Kanälchen sind gering entwickelt und vermitteln später die Verbindung mit dem Hoden. Der 2. Abschnitt umfaßt die Kanälchen 10—22, die Kanälchen sind gut entwickelt und stehen durch quer verlaufende Sammelröhrchen mit dem primären Harnleiter in Verbindung. Der 3. Abschnitt besteht aus den Kanälchen 23—34, die Kanälchen sind voll entwickelt und münden durch besondere Nebenharnleiter in den primären Harnleiter.

sicher wird es Flüssigkeit aus der Leibeshöhle dem Urnierenkanälchen und durch dieses dem primären Harnleiter zuleiten können, daß seine Funktion aber eine nebensächliche ist, das lehrt ohne weiteres seine Rückbildung bei einem Teil oder bei sämtlichen Urnierenkanälchen.

Sämtliche zeitlebens bestehende Teile sind entweder aus dem blinden Ende der Urnierenkanälchenanlage oder dessen Verbindung mit dem primären Harnleiter hervorgegangen, sie stellen also Neubildungen dar, die niemals in dem Ursegmentstiel präformiert waren, und zwar Neubildungen einzig und allein der Somatopleura.

Die Ausbildung des definitiven Zustandes beginnt nicht an allen Urnierenkanälchen gleichzeitig: sei es, daß es sich um die Aufknäuelung eines Teiles des Hauptkanälchens, sei es, daß es sich um die Verlängerung des Nephrostomalkanälchens handelt, oder um die Ausbildung des MALPIGHI'schen Körperchens, stets beginnt der Prozeß zuerst im kaudalen Drittel der Urniere und schreitet von da mit abnehmender Intensität kranialwärts vor. Auf diese Weise bleiben die vordersten Abschnitte der Urniere, die schon in der Anlage sich durch geringere Größe ihrer Teile auszeichneten, jetzt auch in der weiteren Differenzierung zurück: sie entwickeln z. B. keine Knäuel im Hauptkanälchen, bei Rochen kommt es nach SEMPER (1875) in den vordersten Kanälchen nicht einmal zur Ausbildung eines MALPIGHI'schen Körperchens. Ein Vergleich zwischen den in der Entwickelung zurückbleibenden 9 ersten Urnierenkanälchen der Fig. 153 mit dem mächtig entwickelten Urnierenkanälchen in der Mitte oder am distalen Ende der Urniere lehrt ohne weiteres, daß dieselbe höchstens den Raum von 3 oder 2 derselben einnehmen. Durch dieses Verhalten der Urnierenkanälchen des vorderen Abschnittes wird die Scheidung der Urniere in Genitalabschnitt und eigentlichen Drüsenabschnitt eingeleitet, auf die wir später ausführlich zu sprechen kommen werden.

Nachgebildete Kanälchen.

Trotz ihrer mächtigen Größenentwickelung genügen die Urnierenkanälchen des mittleren und kaudalen Drittels nicht den wachsenden Anforderungen des Körpers und es kommt auch bei der Selachierurniere zur Ausbildung sekundärer, tertiärer u. s. w. Kanälchen. Ueber die Art und Weise, wie die nachgebildeten Urnierenkanälchen entstehen, ist so gut wie nichts bekannt. SEMPER (1875), BALFOUR (1878) und RABL (1898) beschreiben Bildungen, welche von den primären MALPIGHI'schen Körperchen ausgehen und welche sie in Zusammenhang mit der Bildung sekundärer MALPIGHI'scher Körperchen bringen, die ihrerseits wieder die sekundären Urnierenkanälchen liefern sollen. RABL (1896) sieht bei Pristiurus zuerst im hinteren Drittel der Urniere (Embryonen von 25,3 mm Länge), später auch im mittleren (Embryonen von 27 und 28 mm Länge) von der medialen Seite des Urnierenbläschens zwischen der Einmündung des Nephrostomalkanälchens und Abgang des Tubulus secretorius einen Strang ausgehen (Fig. 152c), welcher lateral vom Sammelröhrchen desselben Segmentes nach hinten zieht und sich an einer Stelle zu einem kleinen Bläschen erweitert. RABL hat den Eindruck, als ob der Strang mit der Vorderwand des nächstfolgenden Urnierenbläschens in Verbindung träte. BALFOUR (1878) beschreibt dagegen im Stadium O einen Strang, der gleichfalls vom Urnierenbläschen ausgeht, aber

kranialwärts, also gerade umgekehrt wie bei Rabl wächst und zwischen Stadium O und P mit dem Sammelröhrchen des vorhergehenden Ursegmentes und zwar nahe der Mündung desselben in den primären Harnleiter verschmilzt. Aus diesen Strängen sollen sekundäre Malpighi'sche Körperchen hervorgehen. Die Zahl der nachgebildeten Malpighi'schen Körperchen ist bei den meisten Selachiern nicht gleich. Auch hier entwickeln die Urnierensegmente des kaudalen Drittels die meisten nachgebildeten Malpighi'schen Körperchen, die des mittleren Drittels weniger, die des vorderen gar keine. Für die Zahl der nachgebildeten Malpighi'schen Körperchen muß es eine bestimmte Grenze geben, wenigstens beschreibt Haller (1901) eine so regelmäßige Anordnung, welche in den einzelnen Segmenten immer wiederkehrt, daß hier der Einfluß irgendwelcher Gesetzmäßigkeit angenommen werden muß. So besaß die Urniere eines jungen Acanthias von 18 cm Länge im ganzen 29 Urnierensegmente, von diesen waren die 4 letzten doppelt so groß als die übrigen. Alle Urnierensegmente mit Ausnahme der beiden ersten und der 4 letzten besitzen 6 Glomeruli, also im ganzen 5 nachgebildete. Diese Glomeruli liegen

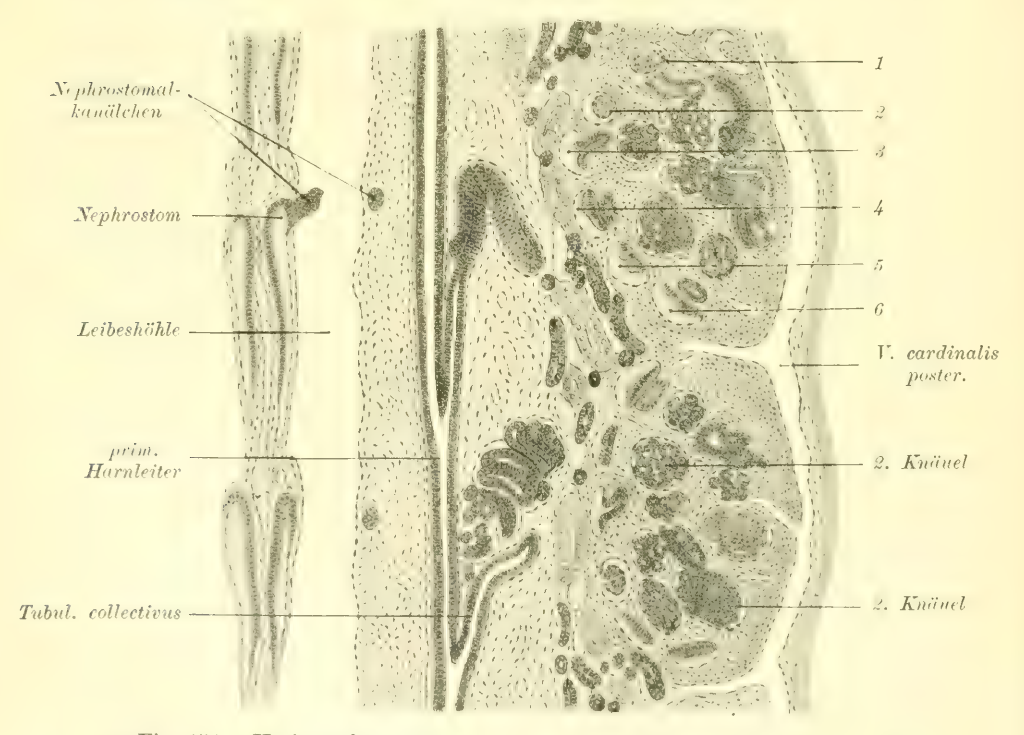


Fig. 154. Horizontaler Schnitt durch den ventralen Abschnitt eines 9 cm langen weiblichen Acanthiasembryos nach Haller (1901), es sind 2 Urnierensegmente gezeichnet, der Schnitt trifft, von links nach rechts aufgezählt: die linke und rechte Nephrostomenreihe, dann die Leibeshöhlenwand, primären Harnleiter, zwischen beiden die Querschnitte zweier Nephrostomalkanälchen, weiter die Tubuli collectivi und endlich die Tubuli secretorii der 2 Nierensegmente, an deren medialer Seite in nach außen konkavem Bogen je 6 Malpighi'sche Körperchen liegen. Einem Urnierensegment entspricht immer ein Tubulus collectivus und ein Nephrostomalkanälchen, die ursprüngliche Metamerie wird also trotz der Neubildung von Unierenkanälchen festgehalten.

in der medialen Hälfte des ventralen Abschnittes des Urnierensegmentes und bilden, hintereinander in einer frontalen Ebene gelegen, einen lateralwärts leicht konkaven Bogen (Fig. 154). Die einzelnen MALPIGHI'schen Körperchen sind stets gleich groß und stehen immer mit je einem Urnierenkanälchen in Verbindung. Die 6 Urnierenkanälchen eines Segmentes vereinigen sich zur Bildung eines gemeinsamen Sammelröhrchens und diesem einen Sammelröhrchen entspricht in jedem Segment auch nur ein Nephrostomalkanälchen: welchem der 6 Urnierenkanälchen dasselbe angehört, d. h. welches von denselben das primäre ist, läßt sich mit Bestimmtheit nicht angeben, auf jeden Fall kann es nur unter den drei letzten gesucht werden (HALLER 1901). In den hinteren 4 Urnierensegmenten, die doppelt so groß sind wie die übrigen und welche durch Verschmelzung zweier Urnierensegmente entstanden sein sollen — sie entsprechen wenigstens zwei Muskelsegmenten —, liegen je 12 Glomeruli parallel der Längsachse des Tieres in einem Bogen; jeder der 12 Glomeruli mit Ausnahme der beiden letzten bildet wieder den Anfang einer quer zur Achse des Embryos gestellten dorso-ventralen Reihe, welche je aus 5 Glomeruli besteht. Die Reihen sind natürlich nicht ganz regelmäßig angeordnet, sondern können verworfen sein.

Durch die Ausbildung der nachgebildeten Urnierenkanälchen nimmt jetzt natürlich jedes Urnierensegment gewaltig an Masse zu und es bildet sich in jedem Segment eine bestimmte Lagerung der Teile aus. HALLER (1901) fand in den Urnierensegmenten eines jungen Acanthias einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt abgegrenzt. In dem ventralen (Fig. 154) lagen 1) die MALPIGHI'schen Körperchen, 2) das gerade Verbindungsstück zwischen diesen und den ersten Knäueln, 3) die zweiten Knäuel, letzterer typisch lateral vom MALPIGHI'schen Körperchen, außerdem 4) ein dichtes lymphoides Gewebe, in dem dorsalen Abschnitt lagen nur die Schlingen des ersten Knäuels.

Rückbildungsprozesse an der Urniere.

In diesem Abschnitt soll nur die Rückbildung der Nephrostome und Nephrostomalkanälchen besprochen werden, weil sie auch an den funktionierenden Urnierenkanälchen auftritt. Die Nephrostome werden bei einzelnen Selachiern sämtlich, bei anderen nur zum Teil zurückgebildet, Arten, bei denen sämtliche Nephrostome erhalten bleiben, sind nicht bekannt. Sämtliche Nephrostome werden zurückgebildet bei allen Rajiden, bei Sphyrna, Carcharias, Oxyrhina, Mustelus, Galeus und Triakis; die Nephrostome bleiben teilweise erhalten und persistieren dann während des ganzen Lebens bei Squatina, Scymnus, Centrophorus, Spinax, Acanthias, Hexanchus, Pristiurus, Chiloscyllium und Scyllium, wahrscheinlich bei Centrina und Cestracion (SEMPER 1875). Wo die Nephrostome persistieren, erhöht sich sehr häufig das sonst platte Cölomepithel der Umgebung zu einem Cylinderepithel (Fig. 154). Die Erhöhung beginnt bei Pristiurusembryonen von 30 mm Länge (RABL 1896) und breitet sich bei Embryonen von 31 mm Länge ziemlich weit über die Umgebung aus. Der Rückbildung der Nephrostome folgt gewöhnlich die Rückbildung auch der Nephrostomalkanälchen, eine regelmäßige Ausnahme machen hier nur die Nephrostomalkanälchen der vordersten Urnierenkanälchen, aus welchen die Vasa efferentia testis oder deren Homologa bei den Weibchen

hervorgehen (s. unter Urogenitalverbindung). Bei den Arten mit teilweise persistierenden Nephrostomen sind es die vorderen und hinteren, welche zurückgebildet werden.

Noch auf eine andere Thatsache möchte ich hier die Aufmerksamkeit lenken. SEMON (1891) stellt die Behauptung auf, daß sich an den Verlust der Nephrostome der Verlust der Wimperung knüpfe. Die Urnieren sämtlicher Vertebraten, welche keine Nephrostome besitzen, sollen im ausgebildeten Zustande die Wimperung verloren haben. Solange das Urnierensystem nicht geschlossen sei, sondern frei mit der Leibeshöhle, deren Inhalt sehr wechselnden Druckverhältnissen unterworfen sei, kommuniziere, müsse die Richtung des Flüssigkeitsstromes durch die Wimperung reguliert werden, welche eine Rückströmung aus den Urnierenkanälchen in die Leibeshöhle verhüte, mit dem Verlust der Nephrostome fiele der physiologische Grund zur Erhaltung der Wimperung hinweg. Diese allgemein gehaltene Behauptung SEMON's wird durch die Befunde an den Selachiern nicht bestätigt. LEYDIG (1852) hat an Urnieren erwachsener Selachier, Torpedo, Raja, Scyllium, Mustelus und Spinax wimpernde Harnkanälchen gefunden, Raja, Torpedo und Mustelus haben aber vollständig geschlossene Nephrostome.

Der primäre Harnleiter macht während der Ausbildung der Urnierenkanälchen eine Reihe von Veränderungen durch. Einmal wird er durch die ihm dorsal aufgelagerten blinden Enden der Urnierenkanälchen von Strecke zu Strecke komprimiert (BALFOUR 1878, RABL 1896), so daß er im Bereiche der Urniere rosenkranzförmig erscheint und die scheinbar erweiterten Stellen immer zwischen zwei Urnierenkanälchen liegen. Weiter erhält der primäre Harnleiter in seinem Verlauf eine verschiedene Dicke. Bei Pristiurusembryonen von 17 mm Länge nimmt er vom Ostium abdominale bis zur Mitte der Urniere an Dicke ab, von da an wieder zu (RABL 1896). Diese allmähliche Zunahme kommt nicht bloß auf Rechnung der Vergrößerung seiner Lichtung, sondern auch auf Rechnung der Dickenzunahme seiner Wand. Endlich vereinigen sich die beiden primären Harnleiter kurz vor ihrer Einmündung in die Kloake zu einem unpaaren Abschnitt, der sich schnell erweitert und bei älteren Embryonen und jungen Tieren wie eine Art Harnblase erscheint, in welche die primären Harnleiter von links und rechts einmünden; BALFOUR (1878) bezeichnet diesen Abschnitt als urogenital cloaca, SEMPER (1875) direkt als Urogenitalhöhle oder Penishöhle. Die Einmündung dieser Blase in die Kloake erfolgt auf einer von der dorsalen Wand des letzteren weit vorspringenden Papille (Penispapille, SEMPER 1875) mit unpaarer Oeffnung. Diese Papille bildet sich schon sehr frühzeitig aus, noch ehe ein Durchbruch der primären Harnleiter in die Kloake oder die Vereinigung beider zur unpaaren Blase erfolgt ist. Die Vereinigung der beiden primären Harnleiter zu dieser Blase bleibt bei Hexanchus cinereus aus, dagegen kommt es bei diesen zur Bildung der sog. Penispapille, auf welche die beiden Harnleiter mit getrennter Oeffnung ausmünden. Bei dem Weibchen verhält sich das untere Ende des primären Harnleiters genau wie beim Männchen, auch hier kommt es zur Vereinigung derselben und damit zur Bildung einer Blase, die gleichfalls auf einer Papille, wenn auch etwas kleineren, in die Kloake ausmündet. Vor der Einmündung der primären Harnleiter in die Kloake werden beide mächtig erweitert (BALFOUR 1878).

Entwickelung des MÜLLER'schen Ganges.

Wir haben bislang nur von einem primären Harnleiter, selbst in älteren Stadien und jungen Tieren gesprochen, das bedarf nunmehr einer gewissen Einschränkung. Vom primären Harnleiter schnüren sich nämlich bei beiden Geschlechtern neue längsverlaufende Röhren ab, wir können also von einer Teilung des Harnleiters sprechen; auf der ventralen Seite entsteht nur ein Gang, der allerdings allein im weiblichen Geschlecht seine volle Ausbildung erreicht, der MÜLLER'sche Gang, auf der dorsalen Seite sind es mehrere Gänge, die Sammelröhren der am weitesten kaudal gelegenen Urnierenkanälchen, welche sich zu selbständigen Harnleitern mit selbständiger Mündung nach außen entwickeln. Den Rest des primären Harnleiters bezeichne ich als Urnierengang (LEYDIG'scher Gang, SEMPER 1875, SPENGEL 1876), wir besprechen zunächst die Entwickelung der MÜLLER'schen Gänge.

Da die Entwickelung der MÜLLER'schen Gänge bei beiden Geschlechtern nicht in gleicher Weise erfolgt, müssen wir die Besprechung trennen; ich beginne mit der Entwickelung des MÜLLER'schen Ganges beim Weibchen.

Etwas vor dem Stadium N (BALFOUR 1878) setzt bei Scyllium canicula und stellare eine quer verlaufende Teilung des primären Harnleiters ein, welche denselben in zwei übereinander gelegene Rohre, den dorsal gelegenen Ausführungsgang der Urniere, den Urnierengang, und den ventral gelegenen Eileiter oder MÜLLER'schen Gang teilt. Bei Pristiurus konnte RABL (1896 den Beginn der Zweiteilung nicht feststellen, sein jüngster weiblicher Embryo, welcher die Abspaltung des MÜLLER'schen Ganges zeigt, maß 27 mm. Die Teilung des primären Harnleiters beginnt etwas vor der Einmündung des ersten Urnierenkanälchens (RABL 1896) und schreitet von da aus sehr langsam (BALFOUR 1878) kaudalwärts fort (Fig. 155). Da die vordersten 7–9 Urnierenkanälchen beim Weibchen nicht in den primären Harnleiter münden, bleibt zwischen dem Ostium abdominale des primären Harnleiters und dem Beginn der Zweiteilung eine ungeteilte Strecke des primären Harnleiters übrig, welche unverändert zum vorderen Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges wird; dadurch wird auch das durch Verschmelzung der Vornierennephrostome gebildete Ostium abdominale des primären Harnleiters zur Abdominalmündung des Eileiters, während der Urnierengang an seinem vorderen Ende in das 1. Urnierenkanälchen übergeht (Fig. 155). Ueber die fortschreitende Abspaltung des Eileiters von dem primären Harnleiter macht nur RABL (1896) einige wenige Angaben. Bei einem Embryo von 27 mm Länge reicht die Abspaltung bis über das 17. Urnierenkanälchen hinaus (dabei sind die vordersten rudimentären Anlagen mitgezählt), bei einem Embryo von 30 mm Länge bis zum 26. Kanälchen, bei einem Embryo von 31 mm Länge bis zum 29. Kanälchen (die Kloakenverbindung des primären Harnleiters lag in diesem Falle in der Höhe des 31. Segmentes). Bei Pristiurus melanost., Torpedo ocellata und marmor. schreitet die Abspaltung des Eileiters gleichmäßig über die ganze Länge des primären Harnleiters fort, stets steht das sich abspaltende hintere Ende des Eileiters in offener Kommunikation mit dem noch ungeteilten Stück des primären Harnleiters, bei Scyllium canicula und stellare (SEMPER 1875, BALFOUR 1878) und Acanthias vulgaris (SEMPER 1875) wird dagegen die Lichtung, welche

dem Eileiter vom primären Harnleiter mitgegeben wird, immer kleiner, je näher die Trennungsstelle beider dem After zu liegen kommt, so daß schließlich der Eileiter überhaupt keine Lichtung mehr vom primären Harnleiter erhält, sondern sich als solider Faden von demselben abschnürt. Bei einem Acanthiasembryo von 6,5 cm Länge hatte sich der Eileiter vollständig vom primären Harnleiter abgesondert, sein kaudales Ende war solid und endete dicht neben der Kloake. Mit diesen embryologischen Angaben, die sich nicht zu widersprechen brauchen, da Rabl (1896) die Abschnürung in den

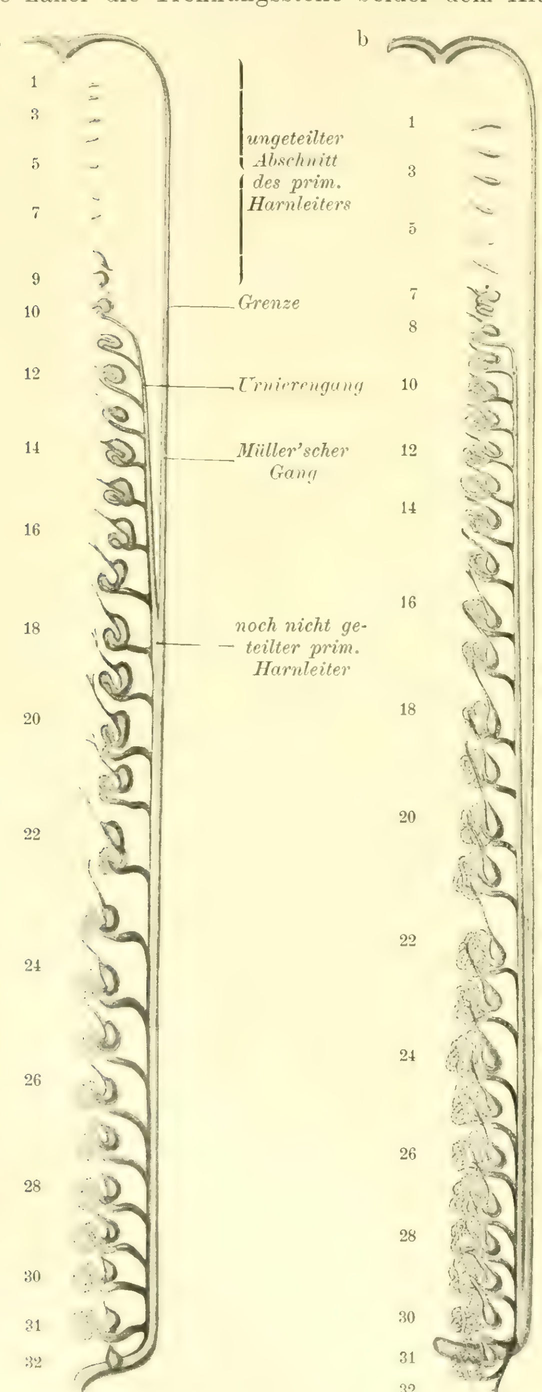


Fig. 155a. Rekonstruktion eines weiblichen Pristiurusembryos von 27 mm Länge. Nach Rabl (1896). Der primäre Harnleiter hat sich, von der Einmündung des 10. Urnierenkanälchens beginnend, bis zur Einmündung des 17. Urnierenkanälchens fortschreitend in den Urnierengang und den Müller'schen Gang gespalten. Der kraniale Abschnitt des primären Harnleiters in der Höhe des 1. bis 9. Urnierenkanälchens bleibt ungeteilt und geht direkt in den kranialen Abschnitt des Müller'schen Ganges über. Primärer Harnleiter und Müller'scher Gang sind der Klarheit der Figur wegen lateralwärts verlagert.

Fig. 155b. Rekonstruktion eines weiblichen Pristiurusembryos von 35 mm Länge. Nach Rabl (1896.) Die Spaltung des primären Harnleiters in Urnierengang und Müller'scher Gang ist bis zur Einmündung des 28. Urnierenkanälchens vorgeschritten.

letzten beiden Segmenten nicht beobachten konnte, stimmen die Beobachtungen am ausgebildeten Tier überein, bei denen zuerst von PUTMANN und GARMANN (1874) ein Verschluß des MÜLLER'schen Ganges an seinem kaudalen Ende, also die Bildung eines Hymen beobachtet wurde. Der Durchbruch in die Kloake ist selbst bei erwachsenen Tieren noch nicht erfolgt und tritt erst kurz vor der Geschlechtsreife ein (SEMPER 1875). Die Ausmündung erfolgt stets gesondert von der des Urnierenganges. Der Eileiter des Weibchens entwickelt sich demnach in seinem vorderen und hinteren Abschnitt verschieden, der kleinere vordere Abschnitt vom Ostium abdominale bis zum 8. oder 10. Urnierensegment ist im primären Harnleiter vorgebildet, der größere hintere Abschnitt spaltet sich vom primären Harnleiter ab.

Bei dem Männchen kommt es gleichfalls zur Bildung von Eileitern. Die Anlage beginnt wie beim Weibchen mit einer Zweiteilung des primären Harnleiters in Eileiter und Urnierengang, auch hier vor der Einmündung des 1. Urnierenkanälchens (Fig. 153). RABL (1896) fand bei einem Pristiurusembryo von 22.5 mm Länge noch keine Spur einer Abspaltung, bei einem Embryo von 25.3 mm Länge die Abspaltung bis in Höhe des 10. Ursegmentes vorgeschritten. Da beim Männchen das erste in den primären Harnleiter einmündende Urnierenkanälchen unmittelbar hinter dem Ostium abdominale desselben liegt, ist die ungespaltene Strecke des primären Harnleiters minimal und es geht eigentlich nur das Ostium abdominale des primären Harnleiters ungespalten in die Bildung des männlichen Eileiters über. In der Ausbildung des abgespaltenen Eileiters zeigen sich gegen das Weibchen insofern Unterschiede, indem der Eileiter des Männchens von Anfang an schwächer angelegt wird (SEMPER 1875), dagegen ist die Lagerung der Spaltungsprodukte die gleiche. Die Abspaltung des Eileiters erfolgt als kontinuierliches Rohr nur im vorderen Drittel der Urniere, im mittleren Drittel wird die Anlage diskontinuierlich, im hinteren Drittel kann überhaupt von einer Abspaltung nicht mehr die Rede sein. Erhalten bleibt überhaupt nur der vordere Abschnitt mit seinem Ostium abdominale, die diskontinuierlichen Rudimente des mittleren werden vollständig zurückgebildet. Von diesem Schema der Entwickelung weichen nur die männlichen Eileiter bei Chimaera monstrosa und Mustelus vulgaris ab. HYRTL (1853) findet bei Chimaera den männlichen Eileiter als allerdings sehr feinen Kanal durch die ganze Länge der Urniere entwickelt und an seinem kaudalen Ende genau wie beim Weibchen geschlossen. SEMPER (1875) findet bei Mustelus im ganzen Bereiche des primären Harnleiters eine Verdickung seiner ventralen Wand, welche namentlich am kaudalen Ende besonders stark ist. Die Möglichkeit, daß diese ventrale Verdickung einer Eileiteranlage entspricht, ist nicht ausgeschlossen.

Durch die über die ganze Länge des primären Harnleiters erfolgende Abspaltung des Eileiters beim Weibchen und die Beschränkung dieser Abspaltung bei den meisten Männchen auf das vordere Drittel der Urniere ist der Urnierengang des Männchens nicht in seiner ganzen Länge dem des Weibchens homolog. Ich gebrauche aber doch für beide Geschlechter die Bezeichnung Urnierengang.

Ob der bei vielen erwachsenen Selachiermännchen beobachtete Uterus masculinus etwas mit einem erhalten gebliebenen kaudalen Abschnitt des Eileiters zu thun hat, der sich ontogenetisch später differenziert als der vordere, muß dahingestellt bleiben.

Abspaltung der Sammelröhrchen.

Die Abspaltung der Sammelröhren erfolgt bei beiden Geschlechtern nur im kaudalen Abschnitt der Urniere. Die Sammelröhren sämtlicher Kanälchen desselben lösen sich allmählich in kaudaler Richtung von der dorsalen Wand des primären Harnleiters, an welcher bislang ihre Ausmündung erfolgte, mehr oder weniger vollständig ab und erreichen dadurch neben diesem eine selbständigere Stellung. Auch dieser Prozeß zeigt in beiden Geschlechtern Verschiedenheiten, er ist im männlichen Geschlecht stärker ausgeprägt als im weiblichen. Ich beginne mit der Schilderung des Prozesses beim Männchen.

Die ersten Spuren eines solchen Ablösungsprozesses finden sich bei Pristiurusembryonen von 22,5 mm Länge (RABL 1896), bei Scylliumembryonen zwischen Stadium L und M (BALFOUR 1878), bei Acanthias vulgaris von 38 mm Länge (SEMPER 1875) und bei Mustelusembryonen von 19 mm Länge (SEMPER 1875). An der Grenze zwischen mittlerem und kaudalem Drittel der Urniere schieben sich zunächst die Sammelröhrchen des 24., 25. und 26. Urnierenkanälchens an der dorsalen Wand des primären Harnleiters kaudalwärts entlang und bilden so eine gemeinsame dorsale Leiste, in welcher die 3 Lichtungen liegen. Diese Leiste ist bis an ihr kaudales Ende stets mit der dorsalen Wand des primären Harnleiters verwachsen. Eine Kontinuitätstrennung zwischen beiden ist niemals, auch nicht bei Auswachsen der übrigen Sammelröhren des kaudalen Urnierenabschnittes,



Fig. 156. Teil eines Querschnittes durch einen männlichen Pristiurusembryo von 25,3 mm Länge, zwischen 27. und 28. Urnierensegment. Nach RABL (1896). Vergr. 280:1. Auf dem primären Harnleiter sieht man eine Leiste, dreimal so hoch als sein Durchmesser, in derselben verlaufen die Lichtungen der Sammelröhrchen des 23.—27. Urnierensegmentes.

zu beobachten gewesen; dagegen scheint aber nach den Abbildungen RABL's die Einmündung der einzelnen Sammelröhrchen in den primären Harnleiter während des Abschnürungsprozesses verloren zu gehen, das einzelne Sammelröhrchen endet in der Leiste blind, das gleiche ist nach BALFOUR (1878) bei Scyllium canicula der Fall. Bei älteren Embryonen schreitet der Prozeß vom 24., 25. und 26. Sammelröhrchen auf die übrigen fort, so daß wir schließlich an der dorsalen Wand des primären Harnleiters von der Mündung des 24. Kanälchens bis zur Kloake eine hohe kontinuierliche Leiste erhalten, in welcher die einzelnen Sammelröhrchen nur als punktförmige Lichtungen sichtbar sind (Fig. 156); nur die letzten Urnierenkanälchen, welche entweder in gleicher Höhe mit der Kloake oder kaudal derselben liegen, können diesen Prozeß nicht mitmachen (Fig. 153). Die Ablösung der Sammelröhrchen schreitet so lange kaudalwärts fort, bis bei Scyllium im Stadium O (BALFOUR 1878), bei Acanthiasembryonen von 60 mm Länge (SEMPER 1875) sämtliche Röhrchen das kaudale Ende des primären Harnleiters erreicht haben.

Endlich trennen sich etwa vor dem Stadium P bei Scyllium die bis dahin in der dorsalen Leiste vereinigten Sammelröhrchen voneinander und münden, wenn unterdessen die beiden primären Harnleiter zur Bildung der unpaaren Blase verschmolzen sind, sämtlich in diese ein. Dabei bleiben aber die einzelnen Sammelröhrchen nicht alle bis zur Mündung in die Blase selbständig, viele vereinigen sich vorher miteinander und münden gemeinsam, so daß stets weniger Mündungsöffnungen als Sammelröhrchen vorhanden sind. Die Vereinigung kann soweit gehen, daß jederseits nur ein einziges Sammelröhrchen in die Blase mündet (Acanthias vulgaris, SEMPER 1875). Im allgemeinen ist beim Weibchen die Tendenz der Sammelröhrchen, sich zu einem Ausführungsgang zu vereinigen, geringer als beim Männchen; nur bei Raja ist das Umgekehrte der Fall (BALFOUR 1878). Mit der Einmündung der Röhrchen in die Blase sind dieselben selbständig geworden, sie erscheinen im erwachsenen Tier als vom primären Harnleiter völlig unabhängige Nebenharnleiter.

Bei dem Weibchen tritt die Verschiebung der Einmündung der einzelnen Sammelröhrchen in den Urnierengang ungefähr zu gleicher Zeit wie beim Männchen auf, nur geht hier die Verschiebung niemals so weit, daß die Kanälchen ihre Ausmündung in den Urnierengang verlieren, auch erreicht die dorsale Leiste niemals die gleiche Höhe wie beim Männchen, ferner scheint hier niemals ein zeitweiliger Verschluß der Einmündungsstelle in den Urnierengang zu erfolgen. Der Grund für die Verschiedenheit ist in der verschiedenen Funktion des Urnierenganges beim Männchen und beim Weibchen zu suchen. Beim Männchen dient der Urnierengang nicht nur als Harnleiter, sondern auch als Samenleiter. Um die Mischung von Harn und Samen möglichst hintanzuhalten, werden deshalb die hintersten Urnierenkanälchen, welche die Harnfunktionen ausüben, vom Urnierengang abgespalten und münden mit selbständigen Ausführungsgängen getrennt von demselben in die Blase. Beim Weibchen haben wir in dem Eileiter einen eigenen Ausführungsgang für die Geschlechtsprodukte, hier dient also der Urnierengang lediglich als Harnleiter, eine Abspaltung der Harnkanälchen war deshalb kein physiologisches Erfordernis. Die Zahl der sich abspaltenden Sammelröhrchen und damit der zugehörigen Urnierensegmente ist beim Männchen und Weibchen gleich, dagegen in den einzelnen Familien großen Schwankungen unterworfen. Die geringste Zahl sich abspaltender Sammelröhrchen hat Spinax niger mit 4—5 Kanälchen (SEMPER 1875), dann kommen Raja clavata mit 8—9 (SEMPER 1875), Mustelus mit 9—10 (SEMPER 1875), Raja batis mit 10 (SEMPER 1875), Scyllium canicula mit 10—11 (BALFOUR 1878), Pristiurus mit 10—12 (RABL 1896) und endlich mit der höchsten Zahl, 14—15, Acanthias (SEMPER 1875).

Die Reihenfolge der Abspaltung der einzelnen Gänge, Nebenharnleiter und MÜLLER'scher Gang, vom primären Harnleiter ist gleichfalls bei den einzelnen Familien verschieden. Bei Acanthias setzt die Abspaltung der Sammelröhrchen ein, wenn die Teilung des primären Harnleiters in Urnierengang und Eileiter schon weit vorgeschritten ist (SEMPER 1875). Bei Pristiurus und Torpedo beginnt die Abspaltung des MÜLLER'schen Ganges etwas nach begonnener Loslösung der Sammelröhrchen (RABL 1896) und bei Mustelus und Scyllium ist die Abspaltung der Sammelröhrchen bereits vollendet, ehe der primäre Harnleiter sich zur Teilung anschickt (SEMPER 1875).

Einteilung der fertigen Urniere.

Durch die verschiedene Ausbildung der einzelnen Urnierenkanälchen, durch das verschiedene Verhalten der Sammelröhrchen zu den primären Harnleitern, ist es möglich, die Urniere (Pristiurus) in 3 hintereinandergelegene Abschnitte zu trennen: 1) ein kranialer Abschnitt umfaßt die 7—9 vordersten Urnierenkanälchen, welche beim Weibchen nur rudimentär sind, beim Männchen mit dem Hoden in Verbindung treten. Dieser Abschnitt wird deswegen mit Recht als Geschlechtsteil, Pars sexualis, der Urniere bezeichnet; 2) ein mittlerer Abschnitt umfaßt die nächsten 12—14 Kanälchen, dieselben sind voll ausgebildet, entwickeln auch sekundäre und tertiäre Kanälchen, zeigen alle Charaktere des voll entwickelten Urnierenkanälchens, ihre Sammelröhrchen münden aber nach kurzem, kaudalwärts gerichtetem Verlauf in den primären Harnleiter; 3) ein kaudaler Abschnitt vereinigt die hintersten 10—12 Urnierenkanälchen und die zu ihnen gehörenden nachentwickelten Kanälchen. Die Kanälchen dieses Abschnittes sind genau so ausgebildet wie die des mittleren, zeigen aber alle Teile, namentlich den tubulus secretorius, viel mächtiger entwickelt; ihre Sammelröhren sind selbständig geworden, mit selbständiger Mündung in die Blase (Fig. 153). SEMPER und BALFOUR bezeichnen diesen dritten kaudalen Abschnitt der Urniere als die eigentliche Niere und setzen dieselbe der Nachniere der Amnioten homolog. Die beiden vorderen Abschnitte bezeichnet SEMPER als LEYDIG'sche Drüse und trennt diese wieder in einen Geschlechtsteil, den kranialen Abschnitt, und einen Drüsenteil, den mittleren Abschnitt. Ueber die Unrichtigkeit des BALFOUR-SEMPER'schen Homologisierungsversuches werde ich mich in dem Schlußkapitel äußern. Was die Abtrennung des mittleren Abschnittes vom kaudalen anbetrifft, so ist die meines Erachtens nicht zulässig, da beide auch beim Männchen der Harnausscheidung dienen.

Weitere Entwickelung der Urniere bis zum erwachsenen Zustand.

Mit der Ausbildung des einzelnen Urnierenkanälchens, der Anlage nachgebildeter Harnkanälchen, der Abspaltung des MÜLLER'schen Ganges und der Sammelröhrchen des 3. Nierenabschnittes ist die eigentliche Entwickelung der Urniere abgeschlossen. Was jetzt noch folgt, ist keine Neubildung, sondern nur noch Vermehrung des vorhandenen Materials. Wie wir schon bei deren ersten Entwickelung festgestellt haben, schreitet auch hier der kaudale Abschnitt, die eigentliche Urniere, den übrigen Abschnitten an Massenzunahme voraus, dadurch kommt es allmählich zu einer Lageverschiebung der einzelnen Urnierenabschnitte zur Leibeshöhle und den Wirbeln, welche in das Bereich der Leibeshöhle fallen, und ferner zu einer Zusammenpressung der gesamten Urniere, so daß die ursprüngliche Metamerie verloren geht und nur noch durch die aus der Urnierenmasse austretenden Sammelröhrchen repräsentiert wird. Bei den Haien erhält sich das embryonale Verhältnis noch am schärfsten, hier sind der kraniale und der mittlere Abschnitt der Urniere im erwachsenen Tier nahezu so lang, als es die Zahl der sich bildenden segmentalen Organe verlangt. Bei den Rochen wächst der kaudale Abschnitt stärker, es bleiben deswegen kranialer und mittlerer Abschnitt zurück (SEMPER 1875). Das maximale Wachstum des kaudalen Urnierenabschnittes zeigte ein Weibchen von Raja batis, der mittlere Abschnitt war bei demselben

aus 20—21 Urnierensegmenten zusammengesetzt, erreichte eine Länge von 20 mm und entsprach 9 Wirbeln, der kaudale Abschnitt bestand aus 8—9 Ursegmenten, war 35 mm lang und erstreckte sich über 20 Wirbel (SEMPER 1875).

Mit der schwächeren Ausbildung des vorderen und mittleren Urnierenabschnittes hängt auch die Thatsache zusammen, daß sich wohl der kaudale Abschnitt und vielleicht noch die hintersten Partien des mittleren zu einer kompakten Masse vereinigt finden, dagegen der vordere Abschnitt und die restierenden des mittleren selbst im erwachsenen Tiere aus einzelnen voneinander getrennten Urnierensegmenten bestehen. Da die Weibchen keinen vorderen Urnierenabschnitt besitzen, erhält bei ihnen der mittlere mehr Platz zur Verfügung und setzt sich deswegen auch da aus getrennten Segmenten zusammen, wo er beim Männchen eine kompakte Masse bildet. Die kompakte Form des kranialen und mittleren Abschnittes kann deswegen trotzdem bei manchen Familien vorhanden sein, aber dann nicht verursacht werden durch die ineinander gewachsenen Urnierensegmente, sondern durch Bindegewebe, welches sich zwischen den einzelnen Urnierensegmenten anhäuft und sie verbindet, wie das bei dem Acanthiasweibchen und bei dem Männchen von Scyllium lichia von SEMPER (1875) angegeben wird. Die Minderwertigkeit des kranialen und mittleren Abschnittes — was die Harnsekretion anbetrifft — kommt bei manchen Selachiern durch Rückbildung einzelner Teile der Urnierensegmente oder ganzer Segmente zum Ausdruck. So fehlen denselben bei Scyllium canicula (SEMPER 1875) und Raja (BALFOUR 1878) im erwachsenen Tiere alle MALPIGHI'schen Körperchen. LEYDIG (1852) beschreibt bei allen untersuchten Exemplaren von Raja batis die linke Urniere in 2 Abteilungen zerfallen, von welchen die kraniale weit weg von der kaudalen gelegen war, da SEMPER (1875) an jungen Raja batis die Urniere noch als Ganzes fand, kann diese Erscheinungen wohl nur als eine Rückbildung erklärt werden.

Vorniere und Urniere.

Ehe ich das Kapitel Urniere schließe, muß ich noch mit wenigen Worten auf das Nebeneinandervorkommen von Vorniere und Urniere in dem gleichen Segment zu sprechen kommen. Wir haben im Abschnitt Vorniere festgestellt, daß die Vorniere von Pristiurus im Bereiche des 7.—10. Ursegmentes angelegt wird. Das 1. Urnierenkanälchen dieses Selachiers liegt im 8. oder 9. Segment, somit kommen Vorniere und Urniere fast im ganzen Bereich der Vorniere nebeneinander vor. Wenn wir von der Thatsache ausgehen, daß 1) das Vornierenhauptkanälchen durch das aus dem Ursegmentstiel entstandene Ergänzungskanälchen in die allgemeine Leibeshöhle mündet, 2) daß das Nephrostomalkanälchen der Urniere gleichfalls aus Teilen des Ursegmentstieles entsteht, so müßten Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen im Bereich des 8.—10. Ursegmentes ein gemeinsames Nephrostomalkanälchen besitzen. Das ist in Wirklichkeit nicht der Fall, deswegen nicht, weil bereits in der Zeit der Vornierenentwickelung das Ergänzungskanälchen, d. h. der ventrale (resp. nach der Drehung der mediale) Abschnitt des Ursegmentstieles verstreicht. Infolgedessen münden die Vornierenhauptkanälchen und die an das Ursegment angrenzenden Teile des Ursegmentstieles voneinander getrennt in die allgemeine Leibeshöhle. Diese Einbeziehung des Ergänzungs-

kanälchens resp. Nephrostomalkanälchens in die allgemeine Leibeshöhle läßt sich durch die verschiedene Form der dorsalen Leibeshöhlenabschnittes im Bereiche der Vornierenanlage und kaudalwärts von ihr nachweisen. Während kaudal der Vorniere eine dorsale Wand der Leibeshöhle streng genommen nicht existiert, sondern nur durch eine schmale Kante dargestellt wird, in welcher Somato- und Splanchnopleura zusammentreffen, stellt sie im gemeinsamen Bereiche der Vorniere und Urniere eine wirkliche Fläche dar, welche mit der Somatopleura eine laterale und mit der Splanchnopleura eine mediale Kante resp. Furche bildet (Rabl 1896). Die Vornierennephrostome liegen in der lateralen, die zukünftigen Nephrostome der Urniere in der medialen Furche; nur die mediale Furche setzt sich — wie das a priori zu erwarten ist — nach hinten in die dorsale Leibeshöhlenkante fort, welche die Mündungen der folgenden Ursegmentstiele aufnimmt (Rabl 1896). Zur Zeit des Durchbruches der Urnierenkanälchen in den primären Harnleiter sind die Vornierennephrostome schon in der Verschmelzung begriffen. Bei einem Pristiurusembryo von 17 mm Länge liegen noch das Nephrostom des 1. Urnierenkanälchens und das gemeinsame Vornierenostium oder das hinterste noch nicht verschmolzene Vornierennephrostom in derselben Querebene des Embryos, später bei einem Pristiurusembryo von 22,5 mm Länge ist das 1. Urnierennephrostom kaudal vom Vornierenostium gelegen. Vorniere und Urniere haben sich also aneinander vorbeigeschoben.

20. Die Urniere der Petromyzonten.

Die Urniere der Petromyzonten stellt das bleibende Harnorgan dar, sie wird in größerer Ausdehnung angelegt, als wir sie später im geschlechtsreifen Tiere finden, man kann demnach in der Entwickelung einen temporären kranial gelegenen und einen persistierenden kaudal gelegenen Abschnitt unterscheiden. Der temporäre Urnierenabschnitt wird sehr früh zurückgebildet und ist bereits vollständig verschwunden, noch ehe der bleibende Urnierenabschnitt seine volle Längsentfaltung erreicht hat, er ist also ein exquisit larvales Organ.

Zeit des ersten Auftretens und Dauer der Entwickelung.

Die Urniere tritt relativ spät auf, Wheeler (1899) nimmt an, daß die allerersten Urnierenkanälchen sich bei 10 mm langen Ammocoeten von Petromyzon marinus dorsatus finden müssen, Fürbringer (1878) findet die ersten Urnierenkanälchen bei 9 mm langen Larven von Petromyzon fluviatilis; auf jeden Fall fällt das erste Auftreten der Urniere in die Zeit, in welcher die Larven das Nest verlassen und sich in den Sand einwühlen. Die letzten Urnierenkanälchenanlagen fand Wheeler in einer 170 mm langen Larve von Petromyzon Planeri; die Urnierenentwickelung erstreckt sich also über einen außerordentlich langen Zeitraum und so kommt es, daß die kranial gelegenen Urnierenabschnitte schon längst entwickelt sind, während die mittleren sich erst in der Anlage befinden und von kaudalen überhaupt noch nicht die Rede sein kann. Da die ersten Anlagen von Urnierenkanälchen sich erst bei 9—10 mm langen Larven finden, müssen wir dieselben als verspätete betrachten, sie treten erst auf, wenn ähnlich wie bei Ganoiden und Batrachiern die Seitenplatten längst zur Leibeshöhlenwand differenziert und die Ursegmentstiele verstrichen sind, wir werden also auch hier von vornherein be-

sondere Verhältnisse bei der Entwickelung der Urnierenkanälchen erwarten dürfen.

Mutterboden.

Als Mutterboden der Urnierenkanälchen wird übereinstimmend von FÜRBRINGER (1878), VIALLETON (1890) und WHEELER (1899) das Peritonealepithel angegeben. Der eigentlichen Urnierenentwickelung geht die Bildung der Urnierenfalte voraus, welche durch die Entwickelung eines kavernösen Gewebes zwischen der Aorta, Kardinalvene und primärem Harnleiter hervorgerufen wird. In Fig. 157 ist

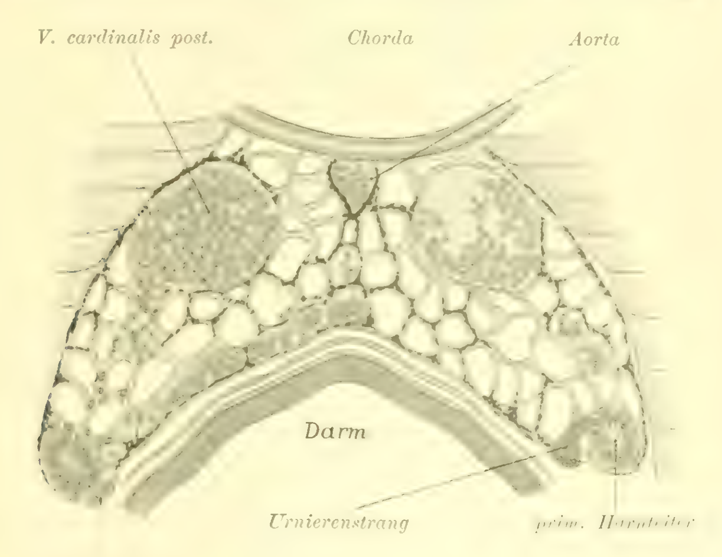


Fig. 157. Teil eines Querschnittes durch eine 12 mm lange Larve von Petromyzon marinus dorsatus. Nach WHEELER (1899). Der Schnitt giebt das Gebiet zwischen Chorda, Seitenrumpfmuskulatur und Darm wieder. Zu beiden Seiten des letzteren sind die Urnierenfalten getroffen, an deren Basis die venae cardinal. post., an deren Spitze der primäre Harnleiter liegt, der Raum zwischen Vene und Harnleiter wird von einem eigenartigen kavernösen Gewebe eingenommen. Auf der linken Seite der Figur ist der Urnierenstreifen, auf der rechten Seite ein von demselben ausgehender Urnierenstrang vom Schnitt getroffen worden.

ein Querschnittt durch einen 12 mm langen Embryo von Petromyzon marinus dorsatus abgebildet. Man sieht zwischen der Chorda dorsal, Seitenrumpfmuskulatur links und rechts und dem Darm ventral ein eigentümliches Gewebe liegen, das außer der Aorta und beiden Ven. cardinales zahlreiche Hohlräume enthält und das mit stumpfer Spitze, an welcher der primäre Harnleiter liegt, in die Leibeshöhle vorspringt. Das Peritonealepithel überzieht diese Falte mit ganz abgeplatteten Zellen. Die Urnierenfalte liegt, wie das Fig. 101 p. 163 zeigt, in der direkten Fortsetzung der Vornierenleiste. Zwischen Vorniere und Urniere ist aber ein Raum vorhanden, welcher in seiner Ausdehnung mehreren Segmenten entspricht. In dem Epithel der Urnierenleiste bildet sich nach WHEELER (1899) ventral und abwechselnd bald medial, bald lateral vom primären Harnleiter ein diesem ungefähr parallel verlaufender Streifen, der Urnierenstreifen, aus. In

Fig. 157 ist dieser Urnierenstreifen auf der linken Hälfte des Querschnittes, in Fig. 158 im Flächenbild dargestellt. Dieser Urnierenstreifen entsteht durch eine dichtere Anhäufung von Kernen des Peritoneum, welche sonst im Flächenbilde, wie das Fig. 158 zeigt,

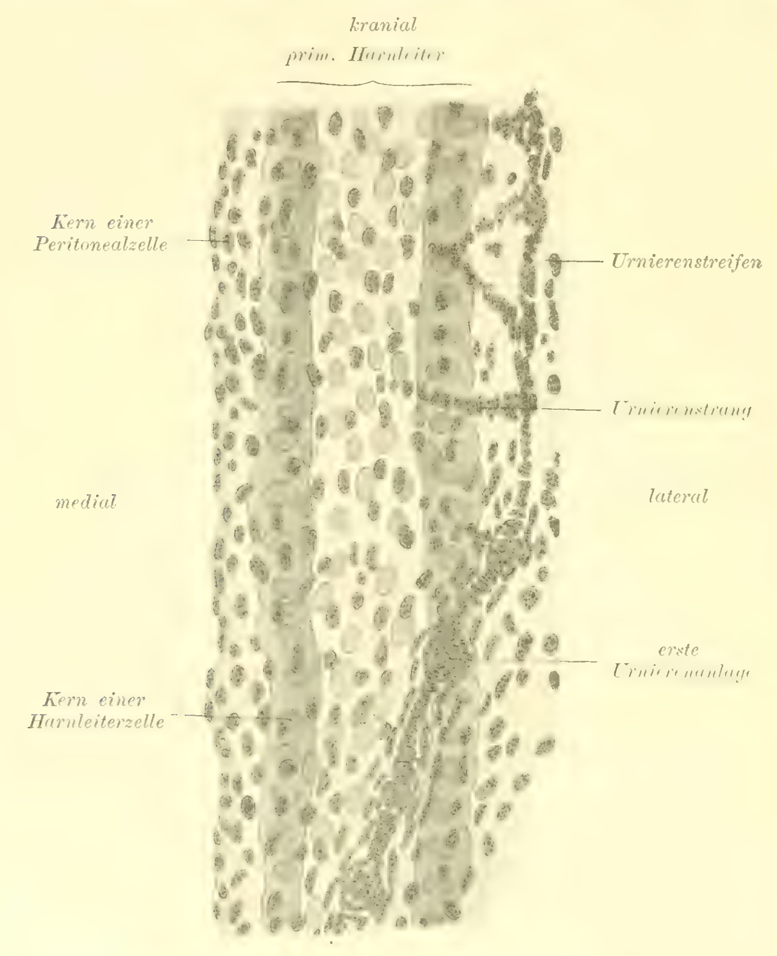


Fig. 158. Flächenbild der Kuppe der Urnierenfalte einer 22 mm langen Larve von Petromyzon fluviatilis, die dargestellte Partie würde dem untersten Ende der Fig. 101 (p. 163) entsprechen. Nach Wheeler (1899). Man sieht in der Figur von der Leibeshöhle aus auf die Oberfläche der linken Urnierenfalte. Die Kerne des Peritonealepithels sind dunkel angegeben und ihr Chromatingerüst ist dargestellt. Durch das Peritonealepithel hindurch sieht man den primären Harnleiter im optischen Längsschnitt, seine Kerne sind blaß und ohne Chromatingerüst wiedergegeben. Schräg durch die Oberfläche der Urnierenfalte zieht ein Streifen aus dicht gehäuften Kernen von Peritonealzellen zusammengesetzt, der Streifen zeigt von Strecke zu Strecke Verdickungen. Im kranialen Teil sind die Verdickungen weniger deutlich, um so schärfer treten von ihnen ausgehend Querstreifen hervor, welche bis zur lateralen Wand des primären Harnleiters reichen und die auswachsenden Urnierenstränge darstellen. Im kaudalen Teil sind die Verdickungen deutlicher, sie bestehen aus großen zentral gelegenen Zellen, die von kleineren konzentrisch geschichteten umgeben werden, aus diesen deutlichen Verdickungen gehen die Urnierenstränge hervor.

weit auseinander liegen. Er findet sich bei Embryonen während der Urnierenentwickelung jeweilen am kaudalen Ende der Urniere, da, wo die Neubildung von Kanälchen beginnen soll und reicht bei Larven von 22 mm Länge bis zur Einmündung des primären Harnleiters in die Kloake. In seiner Lage entspricht er, wie das Fig. 157 zeigt, der Spitze der Urnierenleiste oder er liegt unmittelbar medial oder lateral von ihr. In diesem Streifen (Fig. 158) entstehen in ziemlich gleichen Abständen Verdickungen, jede derselben besteht aus einem Zentrum größerer ovaler Zellen und einer Rindenschicht von kleineren um die ersteren konzentrisch angeordneten und dementsprechend gebogenen Zellen, man wird unwillkürlich bei Betrachtung dieses Bildes an das Flächenbild einer Genitalanlage erinnert, wo die Genitalzellennester auch in bestimmten Abständen als Verdickungen der Genitalleiste erscheinen. Diese Verdickungen, welche sich intensiv mit Farbstoffen färben lassen, sind die erste Anlage der Urnierenkanälchen. Trotzdem sie in regelmäßigen Abständen auftreten, entsprechen sie nicht den Muskelsegmenten, denn ihre Zahl ist bedeutend größer als die Zahl der letzteren (Vialleton 1890, Wheeler 1899). Es ist dagegen möglich, daß die am weitesten kranial gelegenen ersten Urnierenkanälchenanlagen, deren Entstehung Wheeler nicht beobachten konnte, segmental angelegt werden, wenigstens fand Fürbringer (1878) bei Larven von Petromyzon Planeri dieselben metamer angeordnet. Das erste Kanälchen wird im 7., das letzte wahrscheinlich im 72. hinter der Vorniere gelegenen Segmente angelegt, die Urnierenanlage erstreckt sich also über mindestens 66 Segmente. Auf dem Querschnitt entsprechen die Verdickungen des Urnierenstreifens scharf

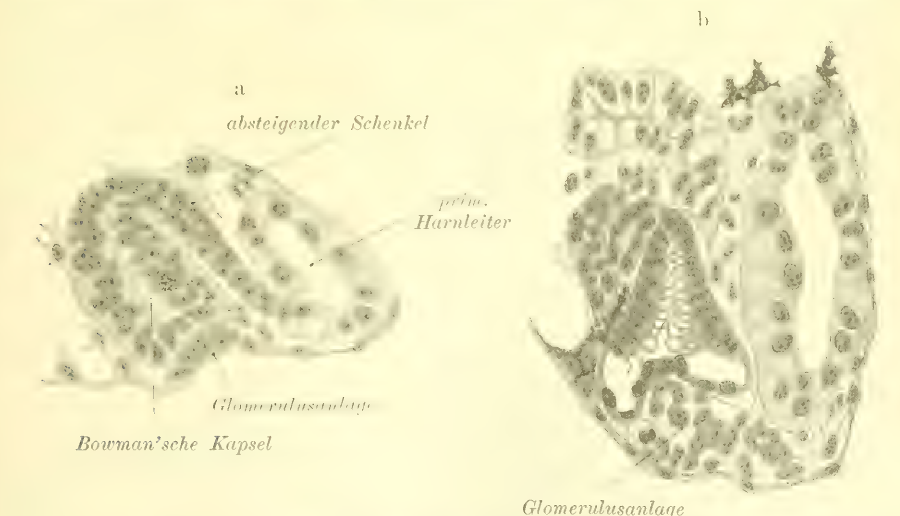


Fig. 159a u. b. Sich entwickelndes Urnierenkanälchen aus einer 15 mm langen Larve von Petromyzon marinus dorsatus. Nach Wheeler (1899). a zeigt die primäre Schlinge des Urnierenkanälchens, der aufsteigende Schenkel beginnt sich an seinem blinden Ende zu erweitern (Anlage der Bowman'schen Kapsel), der absteigende Schenkel, noch solid, bohrt sich in den primären Harnleiter ein. Unter der Anlage der Bowman'schen Kapsel eine Verdickung des Cölomepithels (Rest des Urnierenstreifens), aus dem sich der Glomerulus entwickeln soll. b Das Urnierenbläschen hat sich erweitert und wird von der unterdessen vom Cölomepithel abgeschnürten Glomerulusanlage eingestülpt. Die Zellen des aufsteigenden Schenkels sind zylindrisch geblieben und mit je einem Geißelfaden besetzt.

umschriebenen Stellen des Cölomepithels, indem sich das abgeflachte Peritonealepithel plötzlich zu einem niedrigen zylindrischen umgewandelt hat (Fig. 157 linke Seite). Im weiteren Verlauf der Entwickelung vergrößeren sich diese Verdickungen und wachsen als solide Zapfen (Fig. 157 rechte Seite) dorsalwärts in das Innere der Urnierenfalte ein; sobald sie das Niveau des primären Harnleiters erreicht haben, biegen sie lateralwärts um und drängen sich, noch immer solide Stränge bildend, förmlich zwischen die Zellen des primären Harnleiters ein (Fig. 159a), wie wir das bei der Einmündung der Kanälchen der bleibenden Niere der Teleostier beschrieben haben, und gewinnen so eine Oeffnung in denselben. Die Einmündung in den primären Harnleiter erfolgt in den einzelnen Urnierenabschnitten verschieden, die vorderen Anlagen münden auf der lateralen, die mittleren auf der ventralen, die hinteren auf der medialen oder mediodorsalen Seite (FÜRBRINGER 1878), dieser Unterschied ist bereits in dem Verhalten des Urnierenstreifens begründet, welcher, wie das Fig. 158 zeigt, in seinem Verlaufe sich mit dem primären Harnleiter kreuzt. Im weiteren Verlaufe lösen sich diese Urnierenstränge vom Cölomepithel ab, das frei gewordene Ende wandelt sich durch Erwerbung einer Lichtung zu einem Bläschen (Urnierenbläschen) um, welches von dem gleichzeitig sich anlegenden Glomerulus eingestülpt wird (Fig. 159b). Von dem Urnierenbläschen aus dringt die Lichtung allmählich durch den Urnierenstrang bis in den primären Harnleiter vor. Die Zellen des Urnierenstranges bleiben mit Ausnahme der sich abflachenden Zellen des Urnierenbläschens zylindrisch, jede Zelle erhält einen Geißelfaden. Sobald das eine Ende in den primären Harnleiter durchgebrochen, das andere sich zum MALPIGHI'schen Körperchen umgebildet hat, ist das Urnierenkanälchen fertig gebildet.

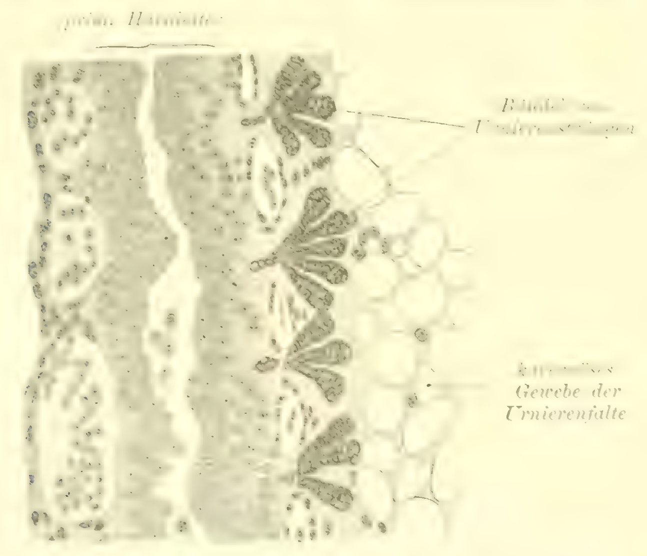


Fig. 160. Stück eines Längsschnittes durch die Urnierenfalte einer 9,5 cm langen Larve von Petromyzon fluviatilis (?). Nach WHEELER (1899). Der Schnitt trifft den primären Harnleiter der Länge nach, an seiner medio-dorsalen Seite liegen 4 Büschel von Urnierensträngen, welche sich fächerförmig zur Bildung von je einem Sammelröhrchen vereinigen.

Nach Ablösung der Urnierenkanälchen vom Cölomepithel ist wieder über der ganzen Urnierenfalte ein abgeflachtes Epithel vorhanden. Die Bildung der Urnierenkanälchen aus dem Urnierenstreifen erfolgt schubweise, so daß man am kaudalen Ende der wohl entwickelten Urnierenpartie fast ohne Uebergang auf jüngste Anlagen stoßen kann (Fig. 101 p. 165). Sehr viele Anlagen — das gilt namentlich von den in der kaudalen Partie der Urniere gelegenen — vereinigen sich untereinander, ehe sie in den primären Harnleiter durchbrechen. Fig. 160 giebt einen Längsschnitt durch die kaudale Urnierenpartie eines Ammocoetes von 9,5 cm Länge, man sieht die Urnierenkanälchenanlagen zu dritt und fünft konvergieren und dann mit gemeinsamem Strang, der Anlage eines Sammelröhrchens, gegen den primären Harnleiter vorwachsen. Ob die bei der Metamorphose des Ammocoetes sich entwickelnden letzten Urnierenkanälchen gleichfalls aus dem Urnierenstreifen hervorgehen, ist nicht mit Sicherheit zu bestimmen. BUJOR (1891) läßt dieselben von retroperitonealen, im Fettkörper nahe dem primären Harnleiter gelegenen Zellen abstammen. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die einzelnen Urnierenkanälchen nicht von gleicher Größe sind, in den vorderen Abschnitten der Urniere haben die Kanälchen $^2/_3$ oder höchstens $^3/_4$ des Durchmessers der Vornierenkanälchen, im hinteren Abschnitt dagegen besitzen sie nur einen Durchmesser von höchstens $^1/_3$ bis $^1/_4$ desselben. Die größeren Durchmesser im kranialen Abschnitt der Urniere würden mit dessem larvalen Charakter übereinstimmen.

Weiterentwickelung der Urniere.

Die Weiterentwickelung der Urnierenkanälchen besteht nur noch in einem Längenwachstum derselben und infolgedessen in einer Schlängelung. Es entsteht zunächst eine einfache Schlingenbildung mit einem aufsteigenden und einem absteigenden Schenkel (Fig. 159a), dann kommt es zu einer mehrfachen Schlängelung. Die einzelnen Schlingen steigen allmählich dorsalwärts gegen die Basis der Urnierenfalte empor und durchsetzen hier das kavernöse Gewebe.

Rückbildung des kranialen Urnierenabschnittes.

Während an dem kaudalen Ende der Urniere durch das ganze Larvenstadium hindurch neue Kanälchen gebildet werden, setzt am vorderen Ende bereits bei Larven von 12 mm Länge eine Rückbildung ein und hält gleichfalls durch das ganze Larvenstadium an. Am Ende desselben ist die Urniere vom 7. Segmente hinter der Vorniere bis zum 32. hinter derselben zurückgebildet. Da die Urniere der geschlechtsreifen Petromyzonten sich durch 39 Segmente erstreckt, werden also beinahe $^4/_5$ der angelegten Urniere zurückgebildet (WHEELER 1899). Ich bezeichne diesen Abschnitt der Urniere als larvalen, im Gegensatz zu dem bleibenden hinteren.

Der primäre Harnleiter während der Urnierenentwickelung.

Der primäre Harnleiter geht während der Urnierenentwickelung nur Lageveränderungen ein. Er betritt (Fig. 101 p. 165) die allmählich beginnende Urnierenfalte an ihrer Kuppe und läuft derselben dicht angeschmiegt bis zu der Stelle, wo in derselben die Urnierenkanälchen

beginnen, von hier aus verläuft er wellenförmig, indem er bald die Kuppe, bald die Basis der Urnierenfalte berührt; von der Stelle ab, wo die sich neu bildenden Urnierenkanälchen den fertigen sich anschließen, läuft er wieder vollkommen gestreckt und nahe der Kuppe der Urnierenfalte bis zur Kloake und giebt auch diese Lage nicht auf, wenn die frisch angelegten Urnierenkanälchen sich zu voll ausgebildeten entwickeln (WHEELER 1899). Nach VIALLETON (1890) soll auch der primäre Harnleiter ein flimmerndes Epithel besitzen.

Entwickelung der Glomeruli.

Die Glomeruli entstehen unabhängig von dem übrigen Gefäßsystem, insbesondere von der Aorta, an Ort und Stelle. Ihre erste Anlage ist nicht ganz sicher, wahrscheinlich ist es, daß sie, wie ihre zugehörigen Kanälchen, aus dem Urnierenstreifen selbst entstehen (WHEELER 1899). In Fig. 159a u. b sind 2 Stadien der Glomerulusentwickelung wiedergegeben: a zeigt an der Stelle, wo das Urnierenbläschen dem Cölomepithel noch dicht anliegt, eine Verdickung, in derselben ist nach WHEELER (1899) die Anlage des Glomerulus gegeben, Fig. 159b zeigt den entfaltenden absteigenden Schenkel des Urnierenkanälchens, das Endbläschen desselben wird von einem Zellhaufen eingestülpt, der bereits einige blutkörperchenhaltende Lücken aufweist; das Cölomepithel ist vollständig abgeflacht und setzt sich scharf gegen diesen Zellhaufen ab, letzterer soll ein Abkömmling der Cölomepithelverdickung der Fig. 159a sein. Für die Abstammung der Glomeruli vom Urnierenstreifen spricht die Thatsache, daß die Glomeruli sich immer in einer geraden Linie meist medianwärts von dem Urnierenkanälchen befinden (WHEELER 1899). Die Verbindung mit der Aorta stellt sich erst ziemlich spät her. Larven von 12—15 mm Länge haben noch keine arterielle Blutversorgung der Urniere, die Kapillaren, welche sich in reichlicher Menge zwischen den beiden Urnieren vorfinden, verbinden lediglich rechte und linke Kardinalvene, erst bei Larven von 7 cm treten die arteriellen Aeste in die Urniere ein und versorgen die Glomeruli, sie sind weniger zahlreich als die entsprechenden Segmente, in welchen sie die Urniere versorgen und liegen in Abständen von 3—6 mm (FR. MEYER 1876).

Wachstum der Urniere.

Außer dem Längenwachstum durch Anfügung neuer Harnkanälchen am kaudalen Ende der Urniere findet keine Neubildung von Urnierenkanälchen statt; eigentliche nachgebildete Harnkanälchen, die zwischen den früher gebildeten auftreten, scheinen der Petromyzontenurniere vollständig zu fehlen. Es mag das in der Thatsache begründet sein, daß die primären Harnkanälchen in einer großen Reihe von Körpersegmenten angelegt werden und infolgedessen so zahlreich sind, daß sogar eine ganze Reihe von ihnen wieder zurückgebildet werden kann, ohne die Funktion zu beeinträchtigen. Die Massenzunahme der Urniere kommt daher lediglich auf Rechnung des Wachstums der vorhandenen Kanälchen. In Larven von 9,5 cm Länge füllen die Urnierenkanälchen nur die ventrale Hälfte der Urnierenfalte aus, in der dorsalen Hälfte sind nur ganz vereinzelte Schlingen zu sehen, am erwachsenen Petromyzon liegen die Urnierenkanälchen mit ihren Schlingen dicht nebeneinander durch die ganze Urnieren-

falte zerstreut. Das Wachstum der Urnierenkanälchen ist aber nicht bloß dorsalwärts gerichtet. Schlingen dringen auch gegen die Kuppe der Urnierenfalte vor, so daß der anfangs ganz ventral gelegene Glomerulus an der Innenseite der Urnierenfalte dorsalwärts bis etwas unter die Mitte der letzteren verschoben wird (WHEELER 1899). Mit dem allmählichen Vordringen der Urnierenkanälchen gegen die Basis der Urnierenfalte mag es zusammenhängen, daß W. MÜLLER (1875) auffallend große Unterschiede zwischen ventral und dorsal gelegenen Kanälchen findet. Bei einer 43 mm langen Larve von Petromyzon Planeri schwankten die Durchmesser der ventralen Kanälchen zwischen 0,06 mm und 0,07 mm, die dorsalen zwischen 0,01—0,03 mm. Dieser Unterschied wird in älteren Larven allerdings geringer, soll aber selbst im geschlechtsreifen Tiere noch zu beobachten sein.

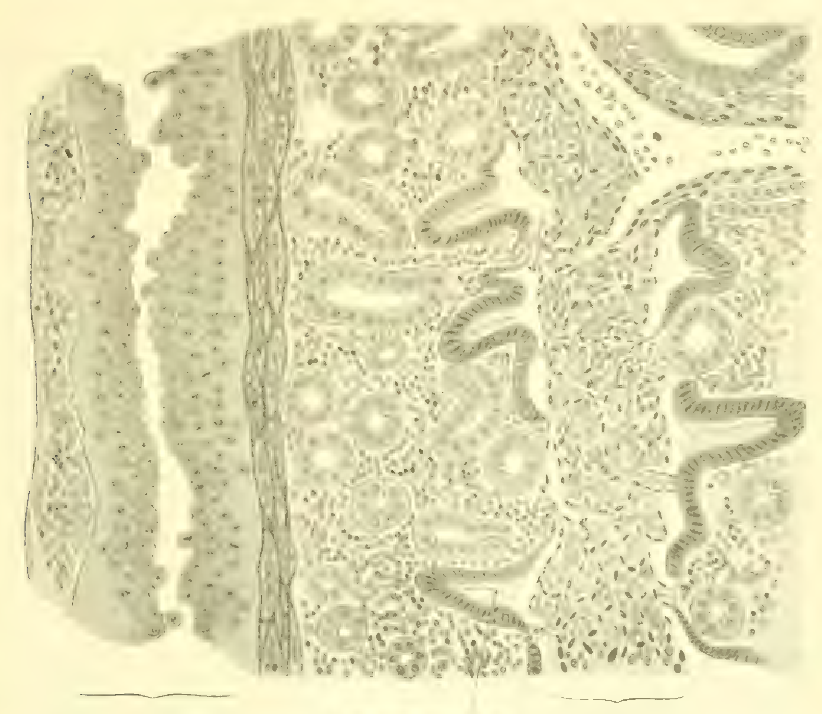


Fig. 161. Teil eines Längsschnittes durch eine 9,5 cm lange Larve von Petromyzon fluviatilis (?). Nach WHEELER (1899). Der Schnitt trifft den primären Harnleiter der Länge nach, rechts von ihm liegt der große einheitliche Glomus, an dessen dorsaler wie ventraler Peripherie die Harnkanälchen mit ihren BOWMAN'schen Kapseln beginnen.

Die Hauptveränderungen gehen aber die Glomeruli schon kurz nach ihrer ersten Entwickelung ein; in der ganzen Urniere, auch in dem larvalen Abschnitte werden keine einfachen Glomeruli mehr gefunden, sondern Konglomerate solcher, von denen dann zwei oder mehr Urnierenkanälchen ihren Ausgang nehmen. Im Laufe der Weiterentwickelung fließen auch diese Konglomerate zusammen und bilden ein einziges in gerader Linie verlaufendes Glomus (FR. MEYER 1876,

Schneider 1879, Vialleton 1890, Wheeler 1899, Haller 1901). Die am hinteren Ende fortwährend neu entstehenden Glomeruli fügen sich immer wieder diesem Glomus durch Verschmelzung an, so daß in alten Larven und geschlechtsreifen Petromyzonten überhaupt nur ein langes, bis zu 9 cm großes und 0,25 mm breites Glomus gefunden wird (Fr. Meyer 1876), an dem von allen Seiten her die Urnierenkanächen ihren Ursprung nehmen (Fig. 161). Doch scheint die Ausbildung eines Glomus nicht immer die Regel zu sein, wenigstens fand Fürbringer (1878) bei einem erwachsenen Petromyzon Planeri noch eine reichliche Zahl getrennter Glomeruli. Ich betone ausdrücklich, daß an dieser Verschmelzung nur die Glomeruli, nicht auch die Kapseln teilnehmen. Fig. 161 giebt einen Längsschnitt durch das Glomus einer Larve von 9,5 cm Länge wieder, man sieht den kontinuierlichen Glomus, an dem wie mit Saugnäpfen die einzelnen Urnierenkanälchen entspringen.

Bei einer Larve von 7 cm Länge beginnt sich an der Basis der Urnierenfalte unter der Kardinalvene jederseits ein subkardinaler Sinus auszubilden (Wheeler 1899), er empfängt sein Blut aus den Kapillaren der Urnierenfalte und ergießt es in die Kardinalvene. Dieser subkardinale Sinus bleibt sicher während der Larvenzeit bestehen (Wheeler 1899).

21. Urniere der Dipnoër.

Die Urniere der Dipnoër erscheint relativ spät und wird zum bleibenden Harnorgan. Die ersten Kanälchen treten bei Lepidosiren — ich berichte nach Kerr (1902) — in Larven 10 Tage nach dem Ausschlüpfen auf. Ihre ersten Anlagen stellen wie bei den Batrachiern Zellanhäufungen an der inneren und dorsalen Seite des primären Harnleiters dar. Im Beginn ihrer Entwickelung sind diese Zellanhäufungen metamer angeordnet, nehmen aber schon sehr früh an Zahl zu, so daß schließlich doppelt so viel Kanälchen wie Ursegmente vorhanden sind. Aus diesen Zellanhäufungen gehen weiterhin U-förmig gebogene, in horizontalen Ebenen liegende Stränge mit verschieden langen Schenkeln hervor, der längere laterale Schenkel legt sich an den primären Harnleiter an. Ungefähr am 13. Tage nach dem Ausschlüpfen entsteht in den Strängen eine Lichtung, welche in den primären Harnleiter durchbricht. Das Malpighi'sche Körperchen bildet sich aus einer Erweiterung des kurzen Schenkels, der Glomerulus in demselben erscheint am 30. Tage nach dem Ausschlüpfen. Nephrostomalkanälchen existieren in keiner Entwickelungsperiode.

Bei Ceratodus — hier entnehme ich die Angaben der Semon-schen (1901) Arbeit — zeigen Larven von 10,9—11,6 mm Länge gut ausgeprägte Urnierenanlagen in segmentaler Anordnung. Die ersten Urnierenkanälchen finden sich 13—15 Segmente — die Entfernung variiert — kaudal von der Vorniere, ihre erste Anlage hat Semon nicht untersucht. Die Malpighi'schen Körperchen sind bei Larven von 15,7 mm Länge in der kranialen Hälfte, bei Larven von 17,8 mm Länge im ganzen Urnierengebiet vorhanden. Nephrostomalkanälchen mit Nephrostomen sind vorhanden, werden aber in späterer Zeit zurückgebildet. Auch bei dem erwachsenen Protopterus sind nach Parker (1892) keine Nephrostome vorhanden.

22. Urniere der Amphibien.

Die Urniere stellt das bleibende Harnorgan der Amphibien dar. Wie wir bei der Darstellung der Vornierenentwickelung bereits vorausgeschickt haben, empfiehlt es sich, bei der Besprechung der Entwickelung der Amphibienniere Batrachier und Gymnophionen gesondert zu behandeln.

Urniere der Batrachier.

In der folgenden Darstellung richte ich mich hauptsächlich nach den Ergebnissen der FÜRBRINGER'schen (1877/78) Untersuchung an Salamandra maculata. Wo im Nachfolgenden nicht ausdrücklich eine Art genannt wird, bezieht sich das Gesagte auf Salamandra maculata und auf die Angaben FÜRBRINGER's.

Zeit der Anlage.

Die Urniere wird bei den Batrachiern relativ spät angelegt, zu einer Zeit, in welcher die einzelnen sekundären Ursegmente längst ihre Selbständigkeit gewonnen haben und ihre Stiele bereits derart aufgelockert sind, daß die sie zusammensetzenden Zellen nicht mehr von der Umgebung zu unterscheiden sind. Die Vorniere bildet infolgedessen während einer längeren Zeit des Larvenlebens das einzige funktionierende Harnorgan. Erst bei 16 mm langen Larven von Rana temporaria (FÜRBRINGER 1877/78), bei 25 mm langen Larven von Rana esculenta (SOULIÉ 1903), bei 8 mm langen Larven von Rana silvatica (FIELD 1891), bei 4 mm langen Larven von Alytes obstetricans (GASSER 1882) und 14—15 mm langen Larven von Triton alpestris und Salamandra maculata (FÜRBRINGER 1877/78) erscheinen die ersten Urnierenkanälchenanlagen. Die einzelnen Anlagen treten aber nicht gleichzeitig in der Urnierenregion auf, sondern in ziemlich großen Zeiträumen nacheinander. FÜRBRINGER (1877/78) fand die ersten Anlagen Mitte Juli des einen Jahres, die letzten im Frühling des darauffolgenden, alle Kanälchen waren im Frühsommer des zweiten Jahres fertig entwickelt.

Ort und Art der Anlage.

Die Anlagen der Urnierenkanälchen finden sich bei Salamandra (FÜRBRINGER 1877) im Bereiche des 6.—16. hinter der Vorniere gelegenen Segmentes, sind also auf 11 Segmente beschränkt. Bei Amphiuma means liegen sie im 18.—32. hinter der Vorniere gelegenen Segmente, also in 15 Segmenten (FIELD). Infolge des verspäteten Auftretens der Urniere sind die Ursegmentstiele, die bei den Gymnophionen sicher den Mutterboden für die Kanälchen abgeben, bei den Batrachiern nicht mehr als solche zu erkennen, sie sind in ihre Elemente aufgelöst und dadurch — wenn der Ausdruck erlaubt ist — latent geworden, sie werden erst wieder mit dem Auftreten der Urnierenkanälchen manifest. Dieser Umstand bewirkt, daß die Urnierenanlagen der Batrachier von keinem scharf bestimmbaren Mutterboden abzuleiten sind, und erklärt, warum die Angaben über die erste Anlage der Urnierenkanälchen so stark divergieren. RATHKE (1820—1825), J. MÜLLER (1832), REICHERT, VOIGT, GOETTE (1869), teilweise auch FIELD (1891) behaupten eine selbständige Entstehung in dem retroperitoneal gelegenen Gewebe, GOETTE (1875), SPENGEL (1876), FÜRBRINGER

(1877/78) und wieder teilweise auch FIELD (1891) beschreiben eine Abstammung vom Cölomepithel, und zwar von dessen Parietalblatt lateral von der Radix mesenterii. Beide Ansichten können nebeneinander zu Recht bestehen; denn daß die Ursegmentstiele ihren Zusammenhang mit der Seitenplatte bei einzelnen Arten noch erkennen lassen, bei einzelnen nicht, liegt innerhalb der Variationsbreite.

Zahl der Kanälchen.

Die Zahl der Kanälchen, welche in den Urnieren der einzelnen Arten angelegt werden, ist eine außerordentlich verschiedene. Die meisten Anurenarten mit Ausnahme von Bufo (HOFFMANN 1886) entwickeln die Kanälchen von Anfang an dysmetamer, die meisten Urodelenarten zeigen gleichfalls nirgend eine durchgehende Metamerie der Anlage; wo eine Metamerie vorhanden ist (Amblystoma punctatum, FIELD 1891; Triton cristatus, HOFFMANN 1886), beschränkt sie sich stets auf den kranialen Abschnitt der Urniere, der später zur sog. Geschlechtsniere wird und verschwindet im erwachsenen Zustand. Nur bei Spelerpes variegatus (SPENGEL 1876) kann die Geschlechtsniere auch im erwachsenen Zustand eine Metamerie zeigen. Bei Salamandra maculata liegen im ersten Urnierensegment 1—2 Anlagen, im 2. bis 5. Urnierensegment 2—3 Anlagen, im 6.—7. Ursegment 3—4 Anlagen, im 8. 4—5 und im 9.—11. 5—6 Anlagen. Aus diesen Beobachtungen im Verein mit der Thatsache, daß bei Gymnophionen (SEMON 1892, BRAUER 1902) sämtliche Urnierenkanälchen streng metamer angelegt werden, hat sich schon frühzeitig die Hypothese entwickelt, daß die Dysmetamerie der Batrachierurniere eine sekundäre Erscheinung sei, und daß auch die Urniere der Anuren und Urodelen ursprünglich metamer aufgebaut gewesen wäre. Aber erst FIELD (1892/94) ist es gelungen, in Amphiuma means ein urodeles Amphibium zu entdecken, dessen Urniere sowohl in der Anlage als im ausgebildeten Zustand die postulierte Metamerie aufweist. Das liebenswürdige Entgegenkommen meines Freundes FIELD setzt mich in den Stand, in Fig. 162 eine Rekonstruktion der Urniere einer noch nicht ausgeschlüpften Amphiuma means zu geben. Die Urniere besteht hier aus 15 Kanälchen, welche im Bereiche des 18.—32. hinter der Vorniere gelegenen Segmentes — je eines in einem Segment — in den primären Harnleiter einmünden. Die beiden vordersten Kanälchen münden in der Mitte, die übrigen am kaudalen Ende des betreffenden Wirbels resp. in gleicher Höhe mit der Zwischenwirbelscheibe zwischen ihm und dem folgenden Wirbel. An der Thatsache der Metamerie im erwachsenen Zustande ändern die Angaben FIELD's (1894), daß vor dem Ausschlüpfen sekundäre Nephrostomalkanälchen zur Ausbildung gelangen, nichts. Ist somit der Beweis geliefert, daß auch bei den Batrachiern eine Metamerie vorhanden sein kann, so fragt es sich, wie die Dysmetamerie der ganzen Anuren- und des hinteren Abschnittes der Urodelenniere zu erklären ist. SEMON (1891) nimmt an, daß dieselbe durch das relativ frühe Auftreten der zweiten und der späteren Generationen von Urnierenkanälchen hervorgerufen wird. Dagegen spricht entschieden die Thatsache, daß bei den Batrachiern sämtliche Kanälchen der Geschlechtsniere, also auch die theoretisch zu früh erscheinenden sekundären und tertiären, durch Genitalstränge mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung treten, während bei den Gymnophionen die Bildung der Genitalstränge auf die primären Ur-

nierenkanälchen beschränkt ist. van Wijhe (1889) nimmt an, daß in der Zeit des latenten Stadiums der Urnierenanlage eine ähnliche Zusammenziehung der Urniere wie bei den Selachiern eintritt, so daß die manifest werdenden ehemaligen segmentalen Anlagen in dysmetamerer Anordnung erscheinen. Das mag vielleicht die Entstehung

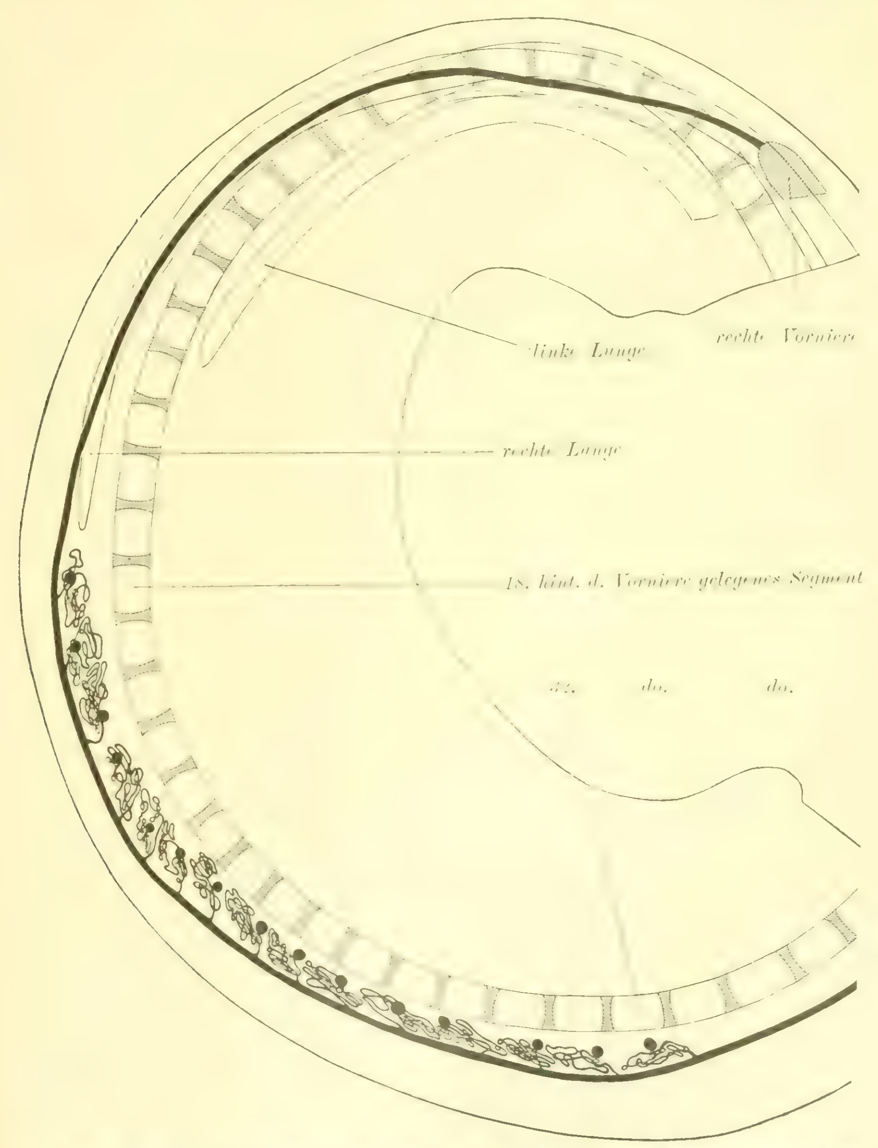


Fig. 162. Rekonstruktion der Vorniere und Urniere eines Embryos von Amphiuma means kurz vor dem Ausschlüpfen auf ein 1/4 verkleinert. Nach einer mir gütigst zur Verfügung gestellten Originalkonstruktion von Field. Die Vorniere ist nur in ihrer hinteren Hälfte dargestellt, die Urniere liegt im 18. bis 32. hinter der Vorniere gelegenen Segmente, ihr kraniales Ende fällt mit dem kaudalen Ende der Lunge zusammen. Die einzelnen Urnierenkanälchen liegen metamer, viele von ihnen besitzen 2 Nephrostomalkanälchen.

der Dysmetamerie begünstigen, der Hauptgrund ist aber wohl in der Auflösung der Ursegmentstiele zu suchen, durch diese wird gleichsam die metamere Form zerbrochen, in die beim Bestehen der Stiele die Anlagen der Urnierenkanälchen hineingezwungen werden, und den einzelnen Anlagen die Freiheit zurückgegeben, in Form und Zahl zu entstehen, wie die Funktion es erheischt.

Art der Anlage.

Eine jede primäre Urnierenanlage durchläuft folgende 4 Entwickelungsstufen: 1) die Stufe des Urnierenstranges, 2) die des Zellbläschens, 3) die des primitiven und endlich 4) die des höher differenzierten Urnierenkanälchens. Wie die Anlage der einzelnen Urnierenkanälchen nacheinander erfolgt, so passieren die einzelnen Kanälchen auch nicht gleichzeitig dieselben Entwickelungsstufen. Für Salamandra maculata entwirft FÜRBRINGER (1877/78) folgende Tabelle:

Mitte Juli des 1. Jahres: Stränge in den 3 ersten Urnierensegmenten.
Ende Juli des 1. Jahres: Urnierenbläschen in den 3 ersten Urnierensegmenten, Stränge im 4. und 5. resp. 4.—6. Segment.
Mitte August des 1. Jahres: Kanälchen im 1.—3. Segment, Bläschen im 4. und 5., Stränge im 6. und 7. Segment.
Ende August des 1. Jahres: lange Kanälchen mit Nephrostomen im 1.—4. Segment, Kanälchen ohne Nephrostome im 5. und 6. Segment, Bläschen im 7., Stränge im 8. Segment.
September des 1. Jahres: Kanälchen im 1.—7., Bläschen im 8., Stränge im 9. resp. im 9.—10. Segment.
Oktober des 1. Jahres: Kanälchen im 1.—8. resp. 9. Segment, Bläschen im 9. resp. im 9.—10., Stränge im 10. Segment.
Frühling des 2. Jahres: Kanälchen im 1.—9. resp. 10. Segment, Bläschen und Stränge im 10. und 11. Segment.
Frühsommer des 2. Jahres: Kanälchen in sämtlichen 11 Segmenten.

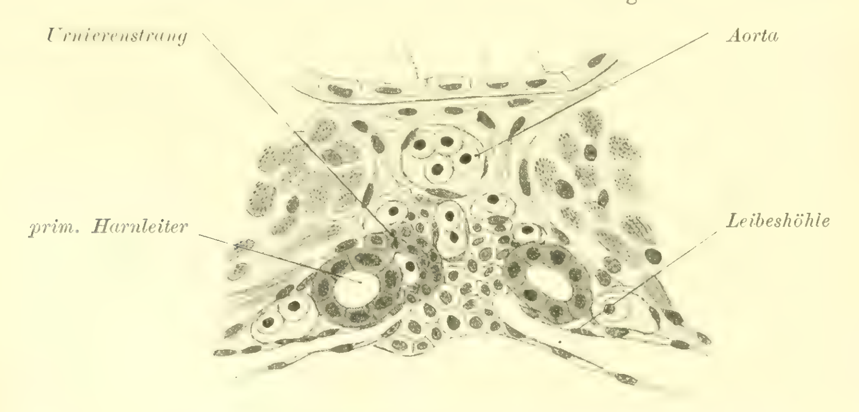


Fig. 163. Teil eines Querschnittes eines Triton alpestris. Nach FÜRBRINGER (1877). Vergr. 265:1. Der Schnitt geht durch den ersten Urnierenstrang. Er ist auf der linken Seite der Figur durch etwas stärkeren Farbton gegenüber dem Mesenchym der Umgebung künstlich schärfer abgegrenzt. In der Peripherie der primären Harnleiter und zwischen ihnen und der Aorta zahlreiche venöse Gefäße.

Die selbständigen Urnierenstränge, sei es, daß sie die Selbständigkeit von Anfang an besaßen, sei es, daß sie dieselbe später erwarben, lassen ein laterales und ein mediales Ende erkennen, das laterale Ende schiebt sich über den primären Harnleiter hinweg, das mediale

vermittelt eine Zeit lang wenigstens bei manchen Arten die Verbindung mit dem Cölomepithel und liegt demselben dicht an (Fig. 163). Am lateralen Ende entwickelt sich durch Auftreten einer Lichtung und weiterhin durch eine radiäre Anordnung der unterdessen hoch zylindrisch gewordenen Zellen um diese ein Bläschen, das Zellbläschen; der mediale Teil des Urnierenstranges obliteriert, wahrscheinlich durch Vergrößerung der ihn einengenden Gefäße. Das Urnierenbläschen seinerseits vergrößert sich nach allen Richtungen und legt sich dabei dem primären Harnleiter dicht auf. Durch diesen bekommt es eine

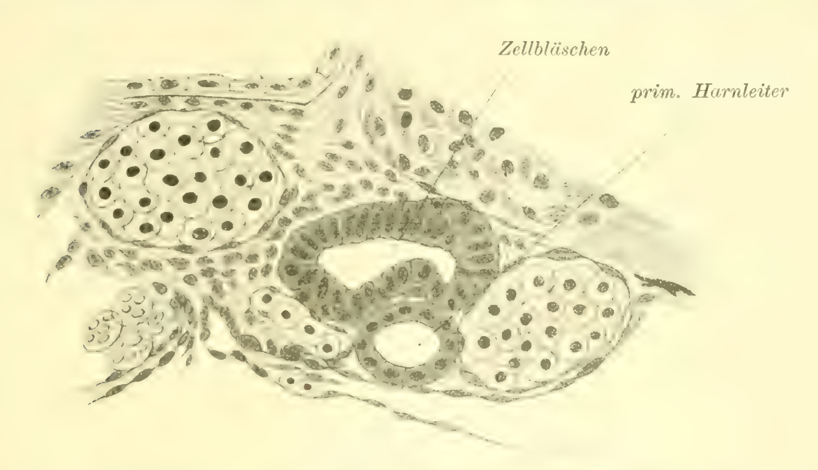


Fig. 164. Teil eines Querschnittes durch einen 14 mm langen Embryo von Salamandra maculata (Mitte Juli). Nach FÜRBRINGER (1877). Vergr. 185:1. Der Schnitt geht durch ein Zellbläschen, welches durch den primären Harnleiter an seiner ventralen Seite etwas eingedrückt und dadurch in einen medialen und lateralen Abschnitt zerlegt wird.

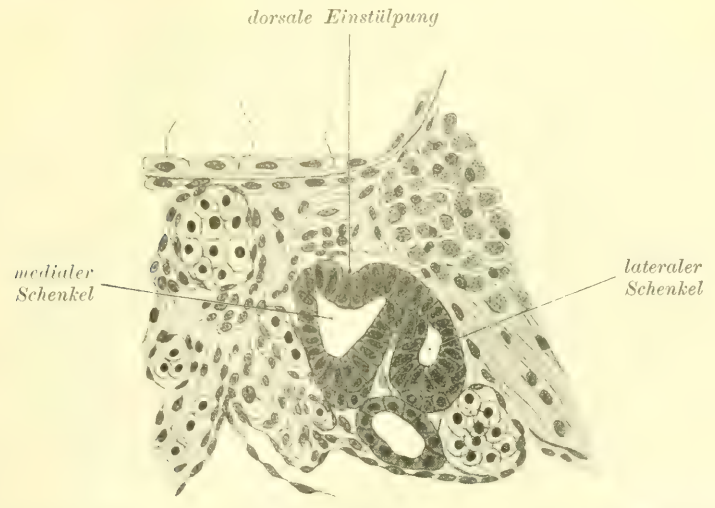


Fig. 165. Teil eines Querschnittes eines 17 mm langen Embryos von Salamandra maculata (Mitte August). Nach FÜRBRINGER (1877). Vergr. 185:1. Eine dorsale Einstülpung beginnt den medialen Schenkel des Urnierenbläschens in einen medialen im engeren Sinne und intermediären Schenkel zu zerlegen.

ventrale Einstülpung und wird so in einen medialen und einen lateralen, an der medialen und lateralen Seite des primären Harnleiters herabhängen Schenkel zerlegt (Fig. 164). Der mediale Schenkel wird weiterhin abermals, diesmal von der dorsalen Seite her, eingestülpt und so in einen medialen Schenkel im engeren Sinne und einen intermediären Schenkel zerlegt (Fig. 165). Ventrale und dorsale Einstülpung gestalten das Zellbläschen zum primitiven Urnierenkanälchen um, dessen Wände zunächst noch aus den gleichen hohen Zylinderzellen zusammengesetzt sind wie früher. Das Urnierenkanälchen wird in der weiteren Entwickelung mit allen seinen Abschnitten in doppelter Weise gekrümmt. Wir unterscheiden eine frontale S-förmige Krümmung, welche durch die 3 Schenkel, lateralen, intermediären und medialen, gebildet wird, sie ist die konstante, und wir unterscheiden ferner eine horizontale Krümmung, welche weniger regelmäßig und in verschiedener Form auftritt und welche bewirkt, daß der mediale Schenkel des Kanälchens am weitesten kranial zu liegen kommt.

Damit ist die wesentliche Anlage des Urnierenkanälchens gegeben, so daß weitere Veränderungen nur noch in einer Höhedifferenzierung seiner einzelnen Teile bestehen: 1) bricht das Urnierenkanälchen mit

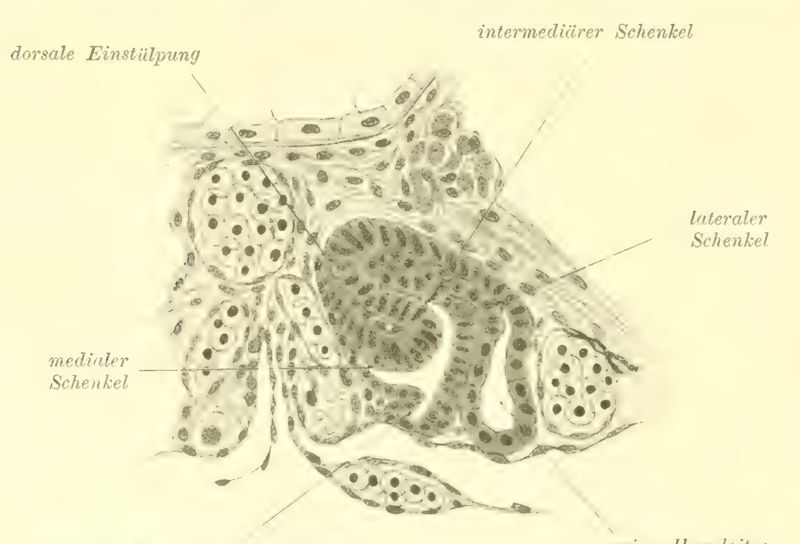


Fig. 166. Teil eines Querschnittes eines 17 mm langen Embryos von Salamandra maculata. Nach FÜRBRINGER (1877). Vergr. 185:1. Intermediärer und lateraler Schenkel beginnen sich zu schlängeln, der mediale Schenkel im engeren Sinne wandelt sich zur BOWMAN'schen Kapsel und entsendet ein sekundäres Nephrostomalkanälchen gegen das Peritoneum.

seinem lateralen Ende in den primären Harnleiter durch, 2) bildet es an seinem medialen Schenkel die Anlage eines MALPIGHI'schen Körperchens, 3) treibt es an der Grenze zwischen medialem und intermediärem Schenkel eine ventral gerichtete Ausstülpung hervor, die zum Nephrostomalkanälchen wird, 4) entwickeln sich an den sich sehr beträchtlich verlängernden intermediären und lateralen Schenkeln komplizierte Windungen (Fig. 166). Der Durchbruch in den primären

Harnleiter tritt zuerst ein. Ihm folgen in unregelmäßiger Reihenfolge die anderen Veränderungen. Die Verbindung zwischen primärem Harnleiter und Urnierenkanälchen erfolgt bei Bombinator igneus (GOETTE 1875) in der Mitte des Larvenlebens, bei Alytes obstetricans (GASSER 1882) zeigen Embryonen von 8—9 mm Länge die kranialen Urnierenkanälchen durchgebrochen, die hinteren erst dem primären Harnleiter angelagert.

Die Entwickelung der MALPIGHI'schen Körperchen wird durch die oben erwähnte dorsale Ausstülpung des medialen Schenkels eingeleitet. In der Einstülpung entwickeln sich Spindelzellen und Blutzellen (Fig. 166), aus denen der sich allmählich rundende Glomerulus hervorgeht. Er liegt der dorsalen Wand des medialen Schenkels im engeren Sinne und einem Teil der ventralen Wand des intermediären Schenkels gegenüber; diese beiden wandeln sich unter Abflachung ihres Epithels zur BOWMAN'schen Kapsel um. Ueber die Herkunft der Gefäßepithelien existieren keine übereinstimmenden Angaben, nur so viel ist sicher, daß die Gefäßepithelien der Glomerulusgefäße unabhängig von den benachbarten Gefäßen in situ entstehen; GOETTE (1875) läßt die Gefäßepithelien direkt aus den Urnierenschläuchen hervorgehen. Die ersten Glomerulusanlagen zeigen Embryonen von Salamandra maculata von 19—28 mm Länge.

Das Hauptkanälchen wächst enorm in die Länge und muß infolge des geringen zur Verfügung stehenden Platzes sich schlängeln (Fig. 167), seine epitheliale Auskleidung gestaltet sich in den ein-

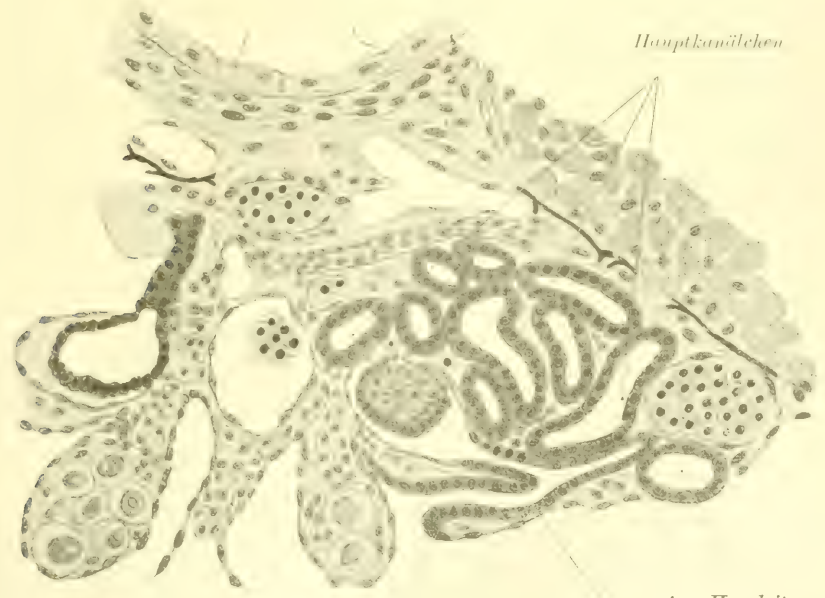


Fig. 167. Querschnitt eines 21 mm langen Embryos von Salamandra maculata (September). Die Zeichnung ist aus drei Schnitten kombiniert. Nach FÜRBRINGER (1877). Vergr. 185:1. Das sekundäre Nephrostomalkanälchen ist in die Leibeshöhle durchgebrochen, der Glomerulus ist angelegt und das Hauptkanälchen sehr stark geschlängelt.

zelnen Windungen verschieden, so daß man im ganzen 5 Abschnitte an dem fertigen Urnierenkanälchen unterscheiden kann. Wir gehen bei ihrer Darstellung von der BOWMAN'schen Kapsel des MALPIGHIschen Körperchens aus. Das MALPIGHI'sche Körperchen liegt ventral ziemlich dicht an der Leibeshöhlenwand, von ihm aus steigt der Hals des Hauptkanälchens dorsal ziemlich gerade in die Höhe. Er ist von einem Flimmerepithel ausgekleidet, dessen Flimmerung gegen den zweiten Abschnitt geht, der zweite Abschnitt wendet sich in dem dorsalen Teil des Nierensegmentes mehrmals hin und her und gelangt schließlich wieder ventralwärts, sein Zylinderepithel flimmert nicht, die einzelnen Zellen besitzen ein granuliertes Protoplasma und einen deutlichen großen Kern. Der dritte Abschnitt ist kurz, verläuft gerade und trägt wieder ein wimperndes Epithel, dessen Wimperung gegen den vierten Abschnitt geht; der vierte Abschnitt ist wieder lang, infolgedessen gewunden, er liegt vorwiegend in der ventralen Hälfte des Urnierensegmentes, sein Epithel ist wie das des zweiten Abschnittes gestaltet. Der vierte Abschnitt mündet endlich unter rechtem Winkel in den fünften, der das sog. Sammelröhrchen darstellt. Das Sammelröhrchen zieht quer durch die Niere und mündet in die laterale Seite des primären Harnleiters (SPENGEL 1879).

Das Nephrostomalkanälchen wird sowohl bei Anuren, wie Urodelen neu gebildet. Es muß also nach den im allgemeinen Kapitel entwickelten Grundsätzen als ein sekundäres bezeichnet werden. Die Bildung des Nephrostomalkanälchens erfolgt bei Salamandra maculata (FÜRBRINGER 1877/78) unter gleichzeitiger Beteiligung des Hauptkanälchens und des Cölomepithels. Das Hauptkanälchen treibt eine ventrale Ausstülpung, das Cölomepithel verdickt sich an der Stelle, wo die Ausstülpung es berührt. Erwägung verdient, daß nach HOFFMANN's (1886) Darstellung das Nephrostomalkanälchen bei Triton cristatus aus den Urnierensträngen selbst hervorgeht. Würde sich diese Darstellung bewahrheiten, so wäre das Nephrostomalkanälchen dieses Urodelen ein primäres. Die Einmündung des Nephrostomalkanälchens in das Hauptkanälchen ist bei Anuren und Urodelen eine ganz verschiedene. Bei Urodelen erfolgt sie in den ersten Abschnitt des Hauptkanälchens in den Hals des MALPIGHI'schen Körperchens, dieser erste Abschnitt wird dadurch zum Nebenkanälchen. Bei den Anuren mündet das Nephrostomalkanälchen in den vierten Abschnitt des Hauptkanälchens ein; wie diese Verbindung bei beiden zu Stande kommt, bedarf noch der Aufklärung. Im Bereiche der vorderen Urnierensegmente liegen die Nephrostome der Nephrostomalkanälchen mehr lateral, im Bereiche der hinteren Urnierensegmente mehr medial, zum Teil befinden sie sich ganz am medialen Rande der Urniere.

Mit der Ausbildung von MALPIGHI'schen Körperchen, Hauptkanälchen und Nephrostomalkanälchen ist die erste Entwickelung der Urniere abgeschlossen. Die weitere Ausbildung geht in der verschiedensten Richtung vor sich: 1) werden sekundäre und tertiäre Urnierenkanälchen entwickelt, 2) werden einzelne Teile der primären Urnierenkanälchen verdoppelt, und endlich 3) schnürt sich ein Teil der Sammelröhren vom primären Harnleiter ab und mündet entweder selbständig in die Kloake oder in den kaudalen Endabschnitt des primären Harnleiters (Nebenharnleiter).

Entwickelung der nachgebildeten Urnierenkanälchen.

Die Entwickelung nachgebildeter Urnierenkanälchen beschränkt sich auf Mitte und hinteres Ende der Urniere. Primäre Urnierenkanälchen wurden bei Salamandra maculata im 6.–16. hinter der Vorniere gelegenen Rumpfsegment angelegt, sekundäre und tertiäre kommen nur im 10. resp. 11.–16. Segment zur Entwickelung. Dies Verhältnis führt zu einer gesonderten Stellung des vorderen Urnierenabschnittes, auf die wir weiter unten eingehen werden. Der Grund für das Fehlen sekundärer und tertiärer Anlagen in den vorderen Urnierensegmenten kann vielleicht in dem zur Verfügung stehenden geringen Platz gefunden werden; die starke Entwickelung von Magen, Lunge und Leber bildet ein Hindernis für die Entfaltung der Niere, während kaudal der Leber dieses Hindernis wegfällt (WIEDERSHEIM 1890). Bei Rana fusca werden nach NUSSBAUM (1897) auch im kranialen Abschnitt der Urniere, dem späteren Genitalteil, nachgebildete Kanälchen entwickelt.

Sekundäre und tertiäre Urnierenkanälchen werden in den einzelnen Segmenten selbstverständlich nach den primären resp. sekundären entwickelt, da sich aber die Entwickelung sowohl der primären als sekundären Kanälchen über einen außerordentlich großen Zeitraum ausdehnt, können wir in einer richtig ausgewählten Larve alle drei Generationen von Urnierenkanälchen in der Entwickelung antreffen. Dieser Umstand kompliziert und erschwert die Untersuchung außerordentlich. Die ersten sekundären Urnierenkanälchen treten bei Salamandra maculata im September auf. Sie entwickeln sich dorsal

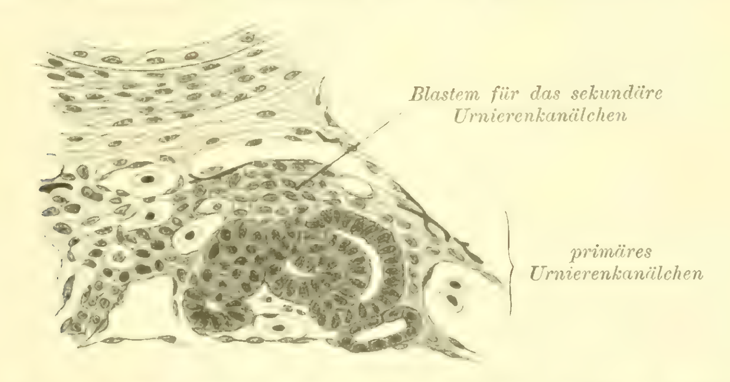


Fig. 168. Teil eines Querschnittes eines 21 mm langen weiblichen Embryos von Salamandra maculata (September). Nach FÜRBRINGER (1877). Vergr. 185:1. Ueber dem gewundenen und deshalb vielfach angeschnittenen primären Urnierenkanälchen entwickelt sich das Blastem für das sekundäre Urnierenkanälchen.

und medial von den primären und ungefähr in gleicher Zahl wie diese. Sie entstehen aus einem retroperitoneal gelegenen Gewebe unbekannter Herkunft (Fig. 168) [nach den thatsächlichen Ergebnissen der Untersuchungen an Gymnophionen und aus theoretischen Gründen, welche ich im allgemeinen Kapitel zusammengestellt habe, dürfen wir annehmen, daß es Zellen sind, die ehemals im Verband des Ursegmentstieles vereinigt waren] und durchlaufen dieselben Entwickelungsstufen wie die primären, Urnierenstrang, Urnierenbläschen, primitives und weiter entwickeltes Urnierenkanälchen (Fig. 169). Die genauen

Zeiten ihrer Anlage in den einzelnen Segmenten gebe ich nach der Fürbringer'schen Tabelle wieder:

Zeit	Kanälchen		Bläschen		Stränge	
Mitte Sept.	—		—		im 6. u. 7.	
Ende Sept.	im 6. (5. und 6.)		im 7.		„ 8.	
Anfang Okt.	„ 6. u. 7. (5.—7.)	Urnieren-segment	„ 8.	Urnieren-segment	„ 9.	Urnieren-segment
Ende Okt.	„ 6.—8.		„ 9.		„ 10.	
Frühling des folg. Jahres	„ 6.—9. (10.)		„ 10. (10. u. 11.)		„ 11.	
Sommer des folg. Jahres	„ 6.—11.		—		—	

Fig. 169. Teil eines Querschnittes durch den hinteren Teil der Urniere eines 25 mm langen Embryos von Salamandra maculata (Oktober). Kombination aus zwei Schnitten, nach Fürbringer (1877). Vergr. 150:1. Das primäre Harnkanälchen ist fertig ausgebildet und bereits stark geschlängelt, das sekundäre auf der Stufe des primitiven Kanälchens; dorsal von dem sekundären Kanälchen liegt das Blastem für das tertiäre Kanälchen.

Die in der Tabelle eingetragenen Zahlen beziehen sich auf die Urnierensegmente, ich erinnere, daß das 1. Urnierensegment bei Salamandra maculata im 6. hinter der Vorniere gelegenen Rumpfsegmente liegt. Der Durchbruch der sekundären Urnierenkanälchen erfolgt in die primären Kanälchen, und zwar in deren Sammelröhrchen. Die weitere Ausbildung der sekundären erfolgt gleichfalls genau wie bei den primären, nur ist die Bildung der Nephrostomalkanälchen noch nicht mit aller Bestimmtheit festgestellt. Fürbringer (1877) findet am sekundären Hauptkanälchen gleichfalls eine geringe ventrale Ausstülpung und bringt sie in Zusammenhang mit der Entwickelung eines Nephrostomalkanälchens, doch gelang es ihm nicht, den sicheren Nachweis zu führen, daß aus der Ausstülpung wirklich ein solches Kanälchen hervorgeht. Hoffmann (1886) leugnet eine Neubildung von Nephrostomalkanälchen und Nephrostomen, angesichts der That-

sache (SPENGEL 1876), daß sich die Zahl der Nephrostome wirklich vermehrt, ein unhaltbarer Standpunkt. Die tertiären Urnierenkanälchen erscheinen ungefähr im Oktober, also nur kurze Zeit nach den sekundären und werden in den gleichen Segmenten, manchmal allerdings etwas weiter kaudalwärts als die sekundären beginnend, gefunden. Sie liegen wieder medial und dorsal zu den sekundären und stimmen mit der Anlage der letzteren überein (Fig. 169). Sie durchlaufen wieder die Entwickelungsstufen Urnierenstrang, Zellbläschen und Urnierenkanälchen. Die Einmündung der Kanälchen erfolgt in die lateralen Schenkel der sekundären Kanälchen. Die sekundären und tertiären Urnierenkanälchen stehen anfänglich den primären, was namentlich den Umfang der MALPIGHI'schen Körperchen anlangt, etwas an Größe nach, mit der Zeit gleicht sich aber diese Differenz aus. Mit dem Gesamtwachstum des Tieres nimmt selbstverständlich auch die Gesamtmasse der Urniere zu. Diese Zunahme erfolgt unter Vergrößerung sämtlicher Urnierensegmente und ihrer Teile, nur allein die MALPIGHI'schen Körperchen zeigen einen geringeren Grad des Wachstums. Schließlich mischen sich primäre, sekundäre und tertiäre Urnierenkanälchen derartig durcheinander, daß man die primären nicht mehr durch ihre ventrale Lage auslesen kann. Außer der Neubildung von ganzen Urnierenkanälchen mit allen ihren Abschnitten soll es zur Vermehrung einzelner Abschnitte, sei es durch Teilung alter, sei es durch Neubildung, kommen. Die Angaben GOETTE's (1875), daß jedes sich entwickelnde Urnierenkanälchen sich in eine ganze Gruppe von Kanälchen teile, die sich zum Teil ablösen und selbständig weiterwachsen, lasse ich dahingestellt. Dagegen ist die Vermehrung von Nephrostomalkanälchen nicht zu bestreiten, sie ist von den verschiedensten Seiten einwandfrei festgestellt worden (SPENGEL 1876, FÜRBRINGER 1877, GRÖNBERG 1894, FIELD 1894).

Ausbildung selbständiger Harnleiter für die Kanälchen des kaudalen Urnierenabschnittes.

Der primäre Harnleiter entfernt sich während der definitiven Ausbildung der Urniere etwas von dem Drüsenpaket der Urniere, so daß die einzelnen Sammelröhrchen die Drüsenmasse der Urniere verlassen und ein kurzes Stück bis zur Einmündung in den primären Harnleiter frei verlaufen müssen (Fig. 170). Durch die Entwickelung von sekundären und tertiären Urnierenkanälchen kommt es, wie schon oben bemerkt, zu einer Zweiteilung der Urniere in einen vorderen kleineren Teil, der nur primäre Urnierenkanälchen enthält, und einen hinteren größeren Teil, der alle drei Generationen ausbildet. Der vordere Teil tritt — wie in dem Kapitel Urogenitalverbindung ausführlich erörtert werden wird — mit der Genitaldrüse in Verbindung, er entspricht dem Genitalteil, der hintere dem eigentlichen Drüsenabschnitt der Urniere. Die Verbindung des Genitalteiles mit der Genitaldrüse kommt in beiden Geschlechtern zur Entwickelung, zur Funktion aber nur bei dem männlichen. Das Sekret des Hodens wird durch diese Verbindung in den primären Harnleiter übergeleitet, der damit zu einem Harnsamenleiter wird. Um Harn und Samen getrennt der Kloake zuzuführen, setzt bei sämtlichen Männchen der Anuren und Urodelen ein Prozeß ein, der zu einer in kaudaler Richtung erfolgenden Abspaltung der beinahe unter rechtem Winkel einmündenden Sammelröhrchen vom primären Harnleiter führt. Durch diese Ab-

spaltung werden die Sammelröhren schließlich zu selbständigen Ableitungswegen des Harnes, welche sich erst kurz vor der Einmündung

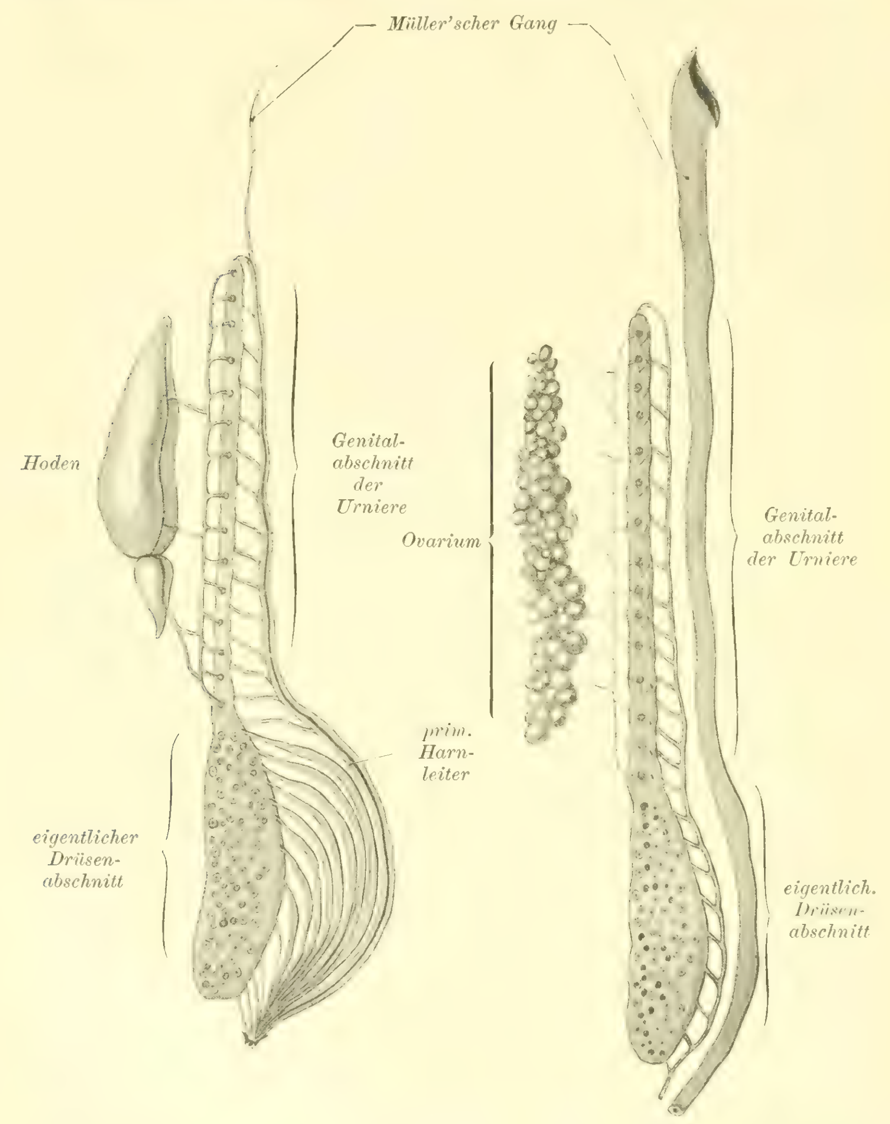


Fig. 170. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen und weiblichen Triton taeniatus. Nach Spengel (1876). Die hellen Kreise mit einem Punkt in der Mitte stellen die Nephrostome, die dunklen Kreise die Malpighi'schen Körperchen dar. Beim Männchen verbindet sich die Geschlechtsniere mit dem Hoden, die Sammelröhrchen derselben münden unter rechtem Winkel in den primären Harnleiter, die Sammelröhrchen des eigentlichen Drüsenabschnittes, welcher ein viel größeres Volumen als die schmächtige Geschlechtsniere zeigt, haben sich vom primären Harnleiter abgelöst und zu selbständigen Harnleitern entwickelt, welche sich erst kurz vor der Kloake untereinander und mit dem primären Harnleiter vereinigen. Beim Weibchen münden die Sammelröhrchen sowohl der Geschlechtsniere als der eigentlichen sekretorischen Niere unter fast rechtem Winkel in den primären Harnleiter ein.

des primären Harnleiters in die Kloake untereinander und mit dem Endstück des Harnleiters vereinigen oder selbständig in die Kloake einmünden (Fig. 170). Damit ist die Scheidung der beiden Urnierenteile eine vollständige geworden. Der Genitalteil, dessen Kanälchen nach wie vor und in gewissen Abständen in den primären Harnleiter münden, wird zum Nebenhoden, der primäre Harnleiter zum Ductus deferens, der sekretorische Teil zur eigentlichen Niere und die ehemaligen Sammelröhren zu ebenso vielen Harnleitern. Bei Batrachoseps (Fürbringer 1878) spaltet sich das erste Sammelrohr von dem primären Harnleiter ab und nimmt nacheinander sämtliche übrigen Sammelröhren auf. Bei sämtlichen Weibchen und bei den Männchen von Proteus, Menobranchus und Siren (Fürbringer 1878) bleibt die Abspaltung der Sammelröhren aus und die frontale Einmündungsrichtung erhalten. Die Größenverhältnisse von Genitalteil und sekretorischem Teil der Urniere variieren bei den einzelnen Arten sehr stark. Bei Salamandra maculata erstreckt sich der Genitalteil über 4—5 Rumpfsegmente, der sekretorische über 6—7 (Fürbringer 1877), bei Spelerpes variegatus der Genitalteil über 7, der sekretorische über 3 Rumpfsegmente (Spengel 1876), bei Triton cristatus der Genitalteil über 6, der sekretorische Teil über 4 Rumpfsegmente (Spengel 1876).

Rückbildung.

Trotzdem die Urniere das bleibende Harnorgan der Amphibien darstellt, unterliegt sie einer Rückbildung und zwar im vorderen Ende des Genitalteiles. Eine sehr erhebliche Reduktion findet bei amerikanischen Arten statt, so bei Spelerpes Bellii, Plethodon glutinosus, Desmognathus fuscus, Gyrinophilus porphyriticus und Batrachoseps attenuatus (Spengel 1876); am weiblichen Geschlecht geht die Reduktion stets weniger weit. Bei der Umwandlung junger Männchen zu geschlechtsreifeen Tieren werden die Nephrostomalkanälchen des Genitalabschnittes zurückgebildet, wie das a priori zu erwarten ist, wenn sie ihre Aufgabe, den Samen nur dem primären Harnleiter zuzuführen, erfüllen sollen. Nur bei Spelerpes sollen die Nephrostomalkanälchen auch im Genitalteil der Urniere des Männchens persistieren (Spengel 1876), bei dem Weibchen bleiben die Nephrostomalkanälchen das ganze Leben hindurch erhalten. Ueber weitere Umwandlungen der Urnierenkanälchen des Genitalteiles der Männchen siehe das Kapitel Urogenitalverbindung.

Verhältnis zwischen Vorniere und Urniere.

Zwischen Vorniere und Urniere liegt eine intermediäre Strecke von verschiedener Größe. Sie erstreckt sich bei den meisten Batrachiern über 2—5 Segmente (Fürbringer 1877, Field 1894), bei Amphiuma means über 17 Segmente (Field 1894). In dieser intermediären Strecke fanden Waldeyer (1870), Spengel (1876) und Fürbringer (1877) Stränge, welche nach Lage und sonstiger Anordnung eine große Aehnlichkeit mit Urnierensträngen darboten, sie gehen aber niemals eine höhere Differenzierung ein und können eventuell als abortive Urnierenstränge aufgefaßt werden.

b) Urniere der Gymnophionen.

Mutterboden.

Sämtliche Urnierenkanälchen der Gymnophionen, die primären wie alle nachgebildeten, nehmen genau so wie die Vornierenkanälchen ihren Ursprung aus den Ursegmentstielen; ihre Anlagen müssen daher stets metamer auftreten. Ich stelle die gesamte Entwickelung der Urniere fast ausschließlich unter Benutzung der verdienstvollen Arbeit BRAUER's (1902) dar, wo ich die Ergebnisse anderer Autoren verwende, führe ich es ausdrücklich an. Zur Zeit des Beginnes der Urnierenentwickelung bilden die Ursegmentstiele 8-wandige Kammern, welche sich nach und nach so verkleinern, daß ihre Lichtung auf ein Mindestmaß beschränkt und ihr Querschnitt dreieckig wird; körperlich dargestellt, würden sie nach der Rückbildung vierseitigen Pyramiden gleichen. Auf dieser Entwickelungsstufe verharren die Ursegmentstiele längere Zeit, ehe die Bildung von Urnierenkanälchen einsetzt.

Ort und Ausdehnung der Anlage.

Primäre Urnierenkanälchen kommen bei Hypogeophis rostratus vom 24.—100. Segment zur Anlage, zur Funktion aber nur im 32. bis 100. Segment. Es besteht demnach zwischen Vorniere und Urniere eine Zwischenstrecke vom 16.—23. Segment, in welcher wohl Ursegmentstiele zur Anlage kommen, aus ihnen aber weder Vornierenkanälchen noch Urnierenkanälchen entwickelt werden; da ferner Ursegmentstiele bis zum 105. Segment gebildet werden, müssen dieselben im 16.—23. und im 101.—105. Segmente zu Grunde gehen, ohne daß es zur Bildung von Urnierenkanälchen kommt. Die Zahl der Rumpfsegmente, in denen Urnierenkanälchen gebildet werden, schwankt bei den einzelnen Vertretern: bei Hypogeophis sind es 77 resp. 69, bei Siphonops annulatus (SPENGEL 1876, FÜRBRINGER 1878) über 60.

Art der Anlage.

Die Urnierenkanälchenentwickelung geht so vor sich, daß von jedem Ursegmentstiel zunächst ein primäres Urnierensegment entwickelt und das Material für das sekundäre abgespalten wird. Jeder Ursegmentstiel stülpt nämlich mehrere Divertikel aus (Fig. 171a–d), von der lateralen Wand das primäre Hauptkanälchen, von der ventralen Wand das Nephrostomalkanälchen des primären Urnierensegmentes, von der medialen Wand die BOWMAN'sche Kapsel des primären MALPIGHI'schen Körperchens und endlich von der medialen hinteren Ecke die sekundäre Urnierenanlage, von der später die Rede sein wird. Die Ausstülpung der BOWMAN'schen Kapsel wird von BRAUER nicht beschrieben, geht aber wohl ohne weiteres aus seinen Figuren (171b, c, d) hervor. Der Rest des Ursegmentstieles vermittelt den Zusammenhang aller Divertikel und geht – wie ich aus den Figuren schließe – hauptsächlich in das Nephrostomalkanälchen über. Bei Ichthyophis glutinosus schildert SEMON (1891) die Entwickelung der Urnierenkanälchen ziemlich übereinstimmend mit dem Entwickelungsmodus bei Hypogeophis. Von den Divertikeln beginnt das des Hauptkanälchens sich zuerst weiterzuentwickeln (Fig. 171b, c, d), es bricht in den primären Harnleiter durch, ehe Nephrostomalkanälchen und MALPIGHI'sches Körperchen ausgebildet sind (Fig. 171d), seine

Verbindung mit der BOWMAN'schen Kapsel gestaltet sich trichterförmig aus, wir sprechen im Nachfolgenden von einem Kapseltrichter. Bei den 8 ersten Hauptkanälchen ist ein Durchbruch in den primären Harnableiter nicht zu konstatieren, sie bleiben deswegen rudimentär, machen zwar teilweise noch die Weiterentwickelung mit, aber doch nicht in demselben Maße, wie die zur Funktion gelangenden Hauptkanälchen der übrigen Urnierensegmente. Das Divertikel, welches zum Nephrostomalkanälchen wird, legt sich an das Cölomepithel an (Fig. 171c, d) und bricht sofort durch (Fig. 171e). Es ist nach

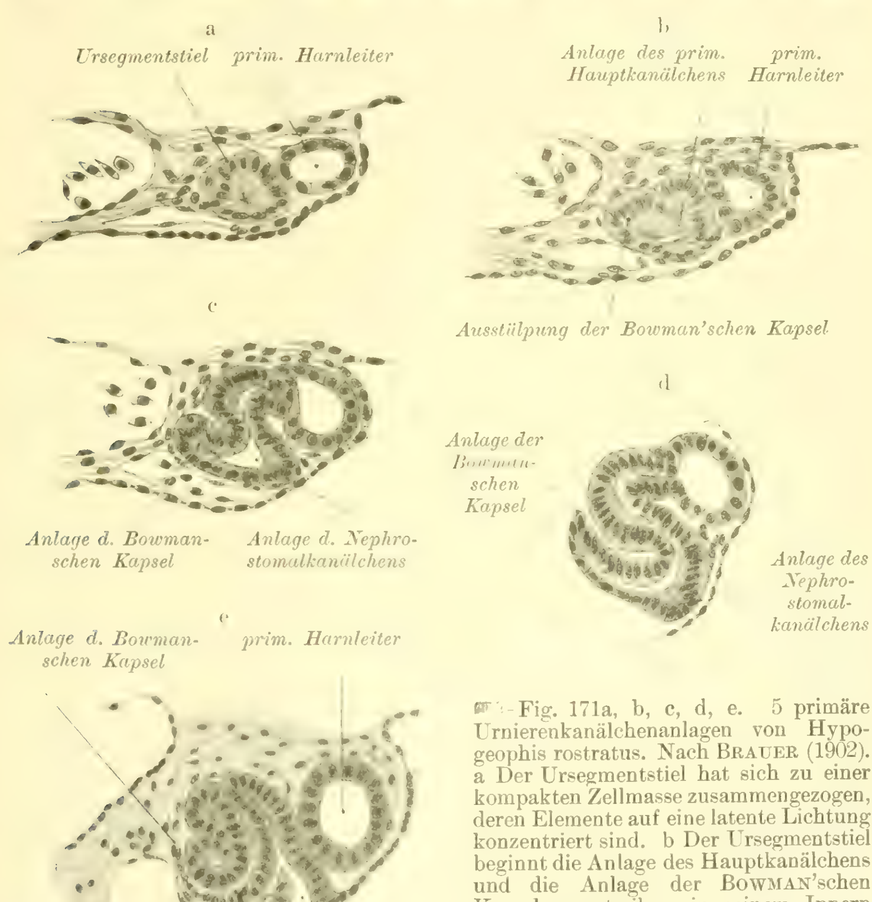


Fig. 171a, b, c, d, e. 5 primäre Urnierenkanälchenanlagen von Hypogeophis rostratus. Nach BRAUER (1902). a Der Ursegmentstiel hat sich zu einer kompakten Zellmasse zusammengezogen, deren Elemente auf eine latente Lichtung konzentriert sind. b Der Ursegmentstiel beginnt die Anlage des Hauptkanälchens und die Anlage der BOWMAN'schen Kapsel vorzutreiben, in seinem Innern kommt die Lichtung zum Vorschein. c Der Ursegmentstiel erweitert sich und stülpt sich medial zur Bildung der BOWMAN'schen Kapsel, lateral zur Anlage des sekundären Nephrostomalkanälchens aus. Das Hauptkanälchen ist im Begriff, in den primären Harnleiter durchzubrechen. d Das Hauptkanälchen hat sich in den primären Harnleiter eröffnet, die Anlagen der BOWMAN'schen Kapsel und des Nephrostomalkanälchens haben sich weiter entwickelt. e Das Urnierensegment ist fertig gebildet, das Hauptkanälchen bereits stark gewunden, seine Schlingen liegen zum Teil innerhalb der Höhlung der BOWMAN'schen Kapsel, das parietale Blatt der letzteren ist abgeflacht, das Nephrostomalkanälchen ist in die Leibeshöhle durchgebrochen.

unserer Nomenklatur ein sekundäres Nephrostomalkanälchen. Die Einmündungsstellen, sowohl in die Leibeshöhle wie in die BOWMANsche Kapsel gestalten sich trichterförmig aus, wir sprechen von Nephrostom und Kapseltrichter des Nephrostomalkanälchens. Später vereinigen sich die Kapseltrichter des Hauptkanälchens und des Nephrostomalkanälchens ähnlich wie die homologen Gebilde des Vornierensegmentes zur Bildung eines Trichters, dieser zieht sich seinerseits aus und bildet so das Nebenkanälchen. In den von der BOWMAN'schen Kapsel umschlossenen Raum wächst von der Aorta her ein Vas afferens ein, knäuelt sich auf und bildet den Glomerulus, aus welchem ein Vas efferens zur Nierenvene führt. Mit der Ausbildung der beiden Kanälchen und des MALPIGHI'schen Körperchens ist die Anlage des primären Urnierensegmentes abgeschlossen. Auch hier ist also die Anlage keine einheitliche, sondern es erfolgt eine Zusammensetzung aus 3 Bestandteilen, dem ehemaligen Ursegmentstiel und den beiden Ausstülpungen, Haupt- und Nephrostomalkanälchen.

Weitere Entwickelung der Urniere.

Die Weiterentwickelung besteht in einem enormen Längenwachstum des Hauptkanälchens, in einer dadurch bewirkten Aufknäuelung und endlich in der Entwickelung von histologischen Unterschieden in den einzelnen Abschnitten. Das fertige Hauptkanälchen läßt 5 Bezirke erkennen: 1) von dem MALPIGHI'schen Körperchen geht es als ein horizontales, enges, kranialwärts verlaufendes Röhrchen aus, dessen Zellen je eine Geißel tragen; dann steigt es 2) an der medialen Seite des primären Harnleiters dorsalwärts auf und geht über 3) in eine ventralwärts ausgebogene, hufeisenförmige Schleife, an welche sich 4) ein wieder horizontal verlaufender und ventral gelegener Abschnitt anschließt, der, allmählich ansteigend, abermals in eine ventralwärts gebogene Schleife übergeht und endlich 5) vermittelst eines lateralwärts und horizontal verlaufenden Abschnittes die Verbindung mit dem primären Harnleiter herstellt. Die histologischen Unterschiede kommen hauptsächlich dadurch, daß der 2. und 3. Abschnitt ein typisches Nierenepithel entwickeln.

Entwickelung nachgebildeter Urnierensegmente.

Die anfangs bestehende Metamerie wird sehr bald durch die Ausbildung nachgebildeter Urnierensegmente verwischt. Die Zahl der nachgebildeten Kanälchen ist bei den einzelnen Arten eine schwankende. Bei Hypogeophis rostratus (BRAUER 1902) können in einem Rumpfsegment bis zu 7 Kanälchen gebildet werden; FÜRBRINGER (1878) fand bei Epicrium glutinosum schließlich bis zu 20 Kanälchen in einem Segmente. Die Anlage der nachgebildeten Kanälchen erfolgt so, daß sich zunächst das sekundäre Urnierensegment aus einem Divertikel des Ursegmentstieles, den wir oben beschrieben haben, entwickelt (Fig. 172a, b); da derselbe von der medialen hinteren Ecke des Stieles ausgeht und aus der medialen Wand desselben sich die BOWMAN'sche Kapsel entwickelt, so erscheint die sekundäre Anlage wie ein Anhängsel des primären MALPIGHI'schen Körperchens. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung schnürt sich die Anlage von diesem ab (Fig. 172 b) und liegt dann wie eine Zellkugel mit latenter Lichtung eine Zeit lang unverändert im retroperitonealen Gewebe. Aus dieser Zellkugel entstehen dann wieder eine Reihe von Divertikeln genau so,

wie wir das bei Ausbildung des primären Urnierensegmentes gefunden haben und zwar das sekundäre Hauptkanälchen, das Nephrostomal-

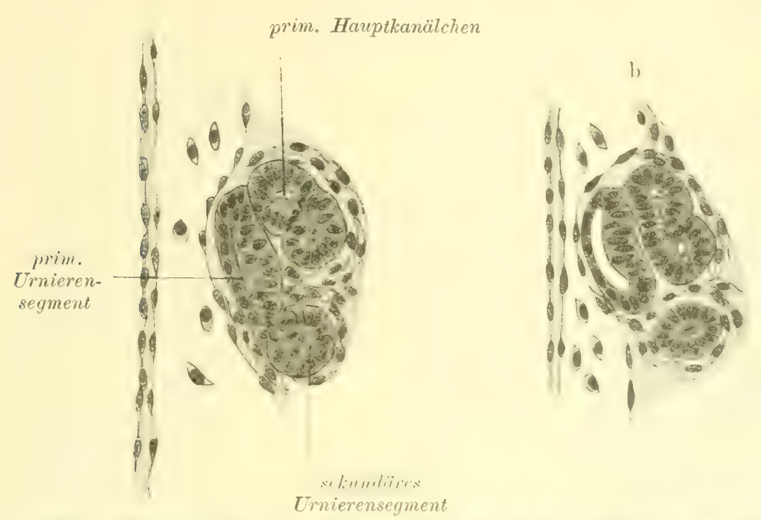


Fig. 172a, b. Teil zweier Längsschnitte durch einen Embryo von Hypogeophis rostratus. Nach BRAUER (1902). a zeigt die Anlage des sekundären Urnierensegmentes in der ersten Entwickelung, es entsteht aus der medialen hinteren Ecke des primären Urnierensegmentes. b zeigt die sekundäre Urnierenanlage, durch Abschnürung selbständig geworden.

kanälchen des sekundären Urnierensegmentes, die sekundäre BOWMANsche Kapsel und die Anlage des tertiären Urnierensegmentes. Dieses letztere macht sich wieder durch Abschnürung selbständig und bildet wieder seinerseits Divertikel, von denen wieder eines zur quartären Urnierenanlage wird u. s. f. Entsprechend seiner Entwickelung liegt das nachgebildete Urnierensegment jeweilen kaudal und etwas dorsal von dem MALPIGHI'schen Körperchen, von welchem es abstammt (Fig. 173a, b). Bei Ichthyophis glutinosus konnte SEMON (1891) die erste Anlage der nachgebildeten Kanälchen nicht finden; er nimmt aber an, daß sie Abkömmlinge der primären sind. Die Anordnung sämtlicher Kanälchen eines Segmentes in einer Reihe giebt auch er an.

Während das Hauptkanälchen des primären Urnierensegmentes, wie wir oben gesehen haben, in den primären Harnleiter durchbricht, wächst dem sekundären Urnierensegment eine Ausstülpung des primären Harnleiters entgegen, ihr blindes Ende erweitert sich kolbenförmig und nimmt an dieser Stelle das sekundäre Hauptkanälchen auf (Fig. 174). Unserer Definition gemäß bezeichnen wir diese Ausstülpung des primären Harnleiters als Urnierenureter.

Die Anlage des sekundären Urnierensegmentes erfolgt in allen Segmenten, in welchen funktionierende primäre Urnierensegmente gebildet werden. Ein Durchbruch in den Urnierenureter kommt aber höchstens vom 40., gewöhnlich nur vom 50. Segment ab vor. Die übrigen nachgebildeten Urnierensegmente verhalten sich wie die sekundären, nur brechen ihre Hauptkanälchen nicht in den eigentlichen Urnierenureter durch, sondern dieser schickt abermals eine Ausstülpung aus, welche der tertiären Anlage entgegenwächst und wiederum

an ihrem erweiterten blinden Ende das tertiäre Hauptkanälchen aufnimmt (Fig. 174, Segment 15 und 14). Diese zweite Ausstülpung

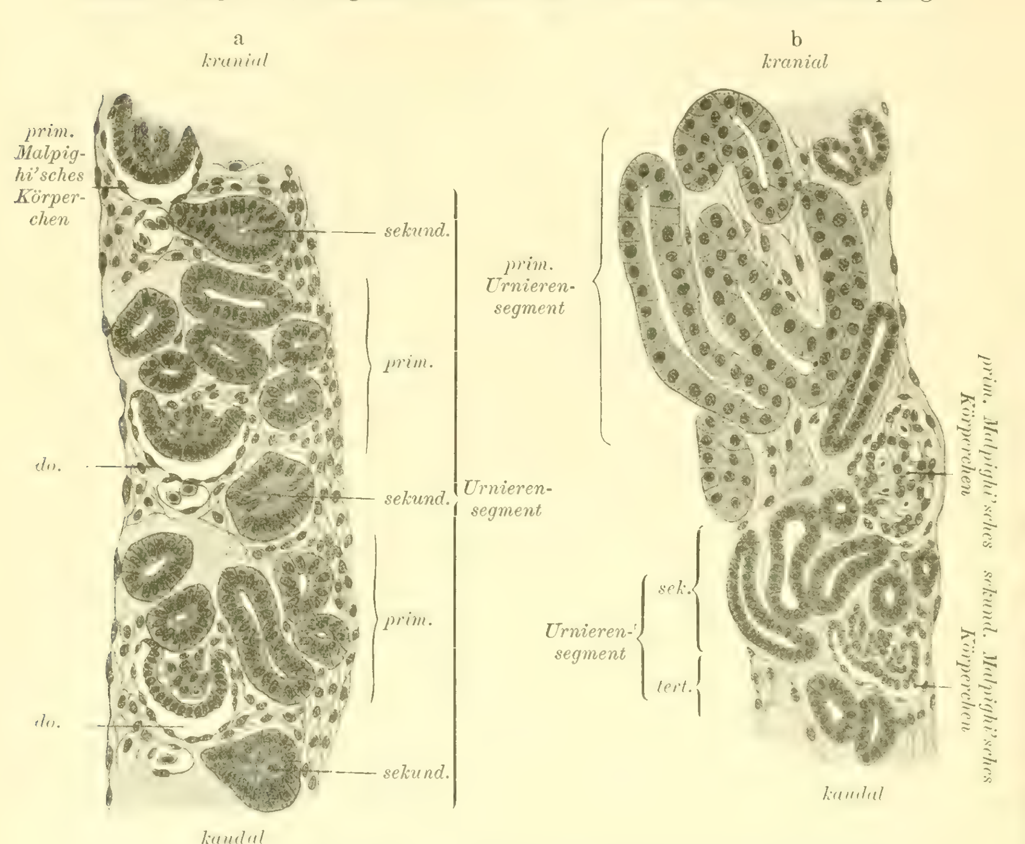


Fig. 173a. Aus einem Längsschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis rostratus. Nach Brauer (1902). Die sekundäre Urnierensegmentanlage liegt stets kaudal und etwas dorsal von dem primären Malpighi'schen Körperchen.

Fig. 173b. Aus einem Längsschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis rostratus. Nach Brauer (1902). Die nachgebildeten Urnierensegmente liegen stets kaudal und etwas dorsal von dem Malpighi'schen Körperchen des zeitlich vorausgehenden Urnierensegmentes.

schickt wieder an ihrem erweiterten blinden Ende eine neue Ausstülpung aus zur Aufnahme des quartären Kanälchens u. s. f., sodaß schließlich alle nachgebildeten Kanälchen in einen gemeinsamen Ausführungsgang münden, der immer wieder durch Ausstülpung aus dem Urnierenureter des vorhergehenden, in letzter Linie aus dem des sekundären Urnierensegmentes entstanden ist. Durch dieses Verhalten der nachgebildeten Kanälchen wird denselben gegenüber den nachgebildeten Urnierenkanälchen sämtlicher übrigen Vertebraten eine besondere Stellung eingeräumt. Dort erfolgt die Einmündung derselben entweder in den primären Harnleiter, oder in den Verlauf vorhandener Urnierenkanälchen; hier haben wir eine echte Ureterbildung vor uns. Der Ureter geht jeweilen von dem primären Harnleiter aus und bildet schließlich durch wiederholte Teilung ein Ureterbäumchen, das sich

Fig. 174. Rekonstruktion des hinteren Urnierenendes eines Embryos von Hypogeophis rostratus. Nach BRAUER (1902). Die Zahlen beziehen sich auf die Lage der betreffenden Segmente zur Kloakenmündung des primären Harnleiters, 15. Segment soll heißen 15. vor der Kloakenmündung gelegenes Segment. In den einzelnen Segmenten sind gezeichnet: das MALPIGHI'sche Körperchen des primären Urnierensegmentes, Anfang und Ende des primären Hauptkanälchens, in den Segmenten 15, 14 und 11 sind diese Teilstücke durch Pfeile verbunden, weiter die primären Nephrostomalkanälchen, die sekundären MALPIGHI'schen Körperchen, der Beginn der sekundären Hauptkanälchen, in den Segmenten 13, 12 und 10 ist ihr Verlauf und ihre Einmündung in den Urnierenureter durch Pfeile angegeben, weiter die sekundären Nephrostomalkanälchen und endlich die tertiären Urnierenanlagen. Die Teile des primären Urnierensegmentes sind schwarz, die Teile des sekundären und die Urnierenureteren mittelgrau und endlich die tertiären Urnierenanlagen hellgrau mit radiärer Schraffierung angegeben. In den Segmenten 15—11 erfolgt die Einmündung der primären Harnkanälchen in den primären Harnleiter von der Abgangsstelle des Urnierenureters getrennt, in den Segmenten 10—8 erfolgt die Mündung gemeinsam mit der der Urnierenureteren, in den Segmenten 7—5 münden die primären Harnkanälchen in den Urnierenureter. In den Segmenten 14, 15 münden primäre und sekundäre Nephrostomalkanälchen voneinander getrennt in die Leibeshöhle, in den Segmenten 13 u. 12 münden sie mit gemeinsamen Nephrostomen, in den Segmenten 11—6 gehen primäre und sekundäre Nephrostomalkanälchen ineinander über, es kommt infolgedessen nicht mehr zur Ausbildung von Nephrostomen.

von dem eines Nachnierenureters nur durch seine Kleinheit auszeichnet. Wir haben es demnach in diesen nachgebildeten Urnierenkanälchen eines Segmentes, streng genommen, überhaupt nicht mehr mit Urnierenkanälchen zu thun, sondern mit echten Nachnierenkanälchen, die sich von den Kanälchen einer Nachniere der Amnioten nur dadurch unterscheiden, daß sie zeitlebens voneinander getrennt bleiben und eine Reihe von Einzelnieren bilden. Sämtliche nachgebildete Kanälchen eines Segmentes formen mithin eine Nachniere, so viele Segmente nachgebildete Kanälchen entwickeln und zur Funktion bringen, so viele Nachnieren sind vorhanden. Die Urniere der Gymnophionen stellt also eine Mischform dar, neben einer Urniere bestehen Nachnieren und zwar ungefähr 50 Stück; sie liegen in segmentaler Anordnung zwischen die primären Urnierenkanälchen eingestreut. Für die Ableitung der Nachniere bilden diese Verhältnisse der Gymnophionen eine wichtige Entwickelungsstufe; wir haben in letzteren die einzigen bekannten Wirbeltiere, bei denen Urniere und Nachniere nebeneinander und zwar zeitlebens funktionieren.

Die tertiären und späteren Nephrostomalkanälchen brechen manchmal nicht in die Leibeshöhle, sondern in die Nephrostomalkanälchen der vorhergehenden Generation durch (Fig. 174).

In den Segmenten 90—100 treten regelmäßig Abweichungen von dem eben beschriebenen Entwickelungsgang ein, indem hier die Einmündungen der primären und sekundären Hauptkanälchen nicht getrennt, sondern gemeinsam erfolgen (Fig. 174, Segment 10—5). Wahrscheinlich sind hier die Urnierenureteren vor Einmündung des primären Hauptkanälchens in den primären Harnleiter gebildet worden und das letztere bricht statt in den primären Harnleiter in den Urnierenureter durch. Auch die Nephrostomalkanälchen dieser Segmente zeigen Besonderheiten, indem primäres und sekundäres Nephrostomalkanälchen statt in die Leibeshöhle durchzubrechen, einander entgegenwachsen und sich vereinigen (Fig. 174, Segment 9—6). Dadurch kommt es zur Ausbildung eines Verbindungskanales zwischen primärem und sekundärem Malpighi'schen Körperchen.

Die vollständige Ausbildung der sekundären Urnierensegmente fällt mit dem Abschluß der Entwickelung in den Eihüllen zusammen. Die tertiären Anlagen funktionieren bei einem jungen Tiere von 9 cm Länge. Während bei Hypogeophis rostratus eine ziemlich große Zwischenzone zwischen Vorniere und Urniere existiert, ist eine solche bei Ichthyophis glutinosus nicht vorhanden. Das Vorkommen von Urniere und Vorniere im gleichen Segment ist bei Ichthyophis wahrscheinlich ebenso sekundär durch Kaudalisierung der Vorniere entstanden wie bei Hypogeophis rostratus. Ueber die genaueren Verhältnisse der Kaudalisierung der Vorniere habe ich bereits im Kapitel Vorniere gesprochen.

Rückbildung.

Die Rückbildung der Urniere erfolgt bei Hypogeophis rostratus nur in ihrem vordersten Abschnitt vom 24.–36. Segment. Aehnliche Rückbildungserscheinungen an ihrem vorderen Ende zeigt auch Coecilia lumbricoides (Spengel 1876).

Urniere der Amnioten.

Mit der Entfaltung der Nachniere sinkt die Bedeutung der Urniere als Harnorgan, sie erhält infolgedessen bei den Amnioten eine geringere Ausbildung, mit dieser geht weiterhin Hand in Hand einmal eine ziemlich auffallende Verkürzung der Entwickelungszeit und zweitens ein relativ frühes Auftreten, letzteres allerdings mit beeinflußt durch die nur rudimentäre Entwickelung der Vorniere.

23. Urniere der Reptilien.

Mutterboden.

Die Urnierenkanälchen der Reptilien entstehen aus den Ursegmentstielen. Wir haben bereits in der Entwickelungsgeschichte der Vorniere die Bildung der Ursegmentstiele und die Umwandlung der meisten derselben zu Segmentalbläschen besprochen. Die Loslösung der Ursegmentstiele von ihrer Umgebung und ihre Aushöhlung schreiten so langsam in kraniokaudaler Richtung vor, daß in den vordersten Partien der Urnierenregion bereits Urnierenkanälchen in Bildung begriffen sind, während in den kaudalsten Partien derselben noch unveränderte, weder vom Segment noch von der Seitenplatte abgelöste Ursegmentstiele gefunden werden. Die letzten Ursegmentstiele zeigen insofern etwas Besonderes, als sie nicht mehr segmentiert auftreten, sondern zu einer einheitlichen Masse, dem sog. nephrogenen Gewebsstrang, verschmelzen.

Zeit und Ort des Auftretens.

Die Entwickelung der Urnierenkanälchen erstreckt sich über einen größeren Zeitraum. Die ersten Anlagen finden sich unmittelbar nach dem Auftreten des primären Harnleiters (Braun 1878, Hoffmann 1889), also bei Embryonen mit ca. 15—20 Ursegmentpaaren, die letzten bei Embryonen mit 48 Ursegmentpaaren (Schreiner 1902). Das vorderste Urnierenkanälchen findet sich im 5. oder 6. Segment (Hoffmann 1889, Rabl 1896), die kaudale Grenze der Anlage variiert. Schreiner (1902) traf kaudalwärts vom 31. Ursegment niemals Anlagen von Urnierenkanälchen an. Während also die Urnierenanlage spätestens im 31. Segment ihr kaudales Ende findet, erstreckt sich der nephrogene Gewebsstrang bis zum 33. Segment, das ist bis zu demjenigen Segment, in dessen Höhe die Einmündung des primären Harnleiters in die Kloake erfolgt, ich bezeichne es als Mündungssegment.

Zahl der Anlagen.

Was die Zahl der angelegten Urnierenkanälchen anbetrifft, so findet sich vom 5. resp. 6. Segment bis zum 24. Segment in jedem Ursegment nur je ein Kanälchen entwickelt, vom 25. Segment ab sind es bis zum 30. Segment meist zwei in jedem Segment, im 30. und 31. wieder nur je eine Anlage (Schreiner 1902). Diese Dysmetamerie im kaudalen Bereiche der Urnierenanlage ist in der Thatsache begründet, daß bei den Reptilien ähnlich wie bei den Batrachiern die letzten Ursegmentstiele ihre Sonderexistenz und damit die metamere Anordnung aufgeben und zu dem nephrogenen Gewebe verschmelzen. Die hier auftretenden Kanälchenanlagen treffen also nicht auf bereits in den unverschmolzenen Ursegmentstielen vorge-

zeichnete Strukturen, sondern können sich unbekümmert um die ehemals bestandene Metamerie neu ordnen. Bei Aromochelis und Platypeltis soll nach GREGORY (1900) in dem Auftreten der Urnierenkanälchen eine große Unregelmäßigkeit herrschen, in den meisten Segmenten treten mehrere Kanälchen auf.

Art der Anlage.

Sämtliche Segmentalbläschen resp. das nephrogene Gewebe liegen infolge ihrer Entstehung direkt an der medialen Seite des primären Harnleiters. Die vordersten Urnierenkanälchen, welche aus den Segmentalbläschen hervorgehen, machen einen verhältnismäßig einfachen Entwickelungsgang durch. Die laterale Wand des Bläschens bildet zunächst eine solide Verdickung, aus der sich ein gegen den primären Harnleiter vorwachsendes Röhrchen, das Hauptkanälchen, entwickelt und in den primären Harnleiter durchbricht (Fig. 175). Das Segmentalbläschen selbst gestaltet sich zur BOWMAN'schen Kapsel des MALPIGHI'schen Körperchens um. Die Kapsel wird später eingestülpt, in der Einstülpung treten Gefäße auf, die sekundär mit der Aorta in Verbindung treten: ob diese Gefäße vom Kapselepithel abstammen (BRAUN 1878, GREGORY 1900), oder ob sie selbständig im Mesenchym entstehen (v. MIHALKOVICS 1885), muß dahingestellt bleiben. Die hintersten Urnierenkanälchen, welche aus dem nephrogenen Gewebsstrang entstehen, bilden in diesem durch Zentrierung ihrer Zellen hintereinander liegende Zellkugeln (Fig. 176) und dann gleichfalls Bläschen. Während aber in den vordersten Segmenten der ganze Ursegmentstiel in

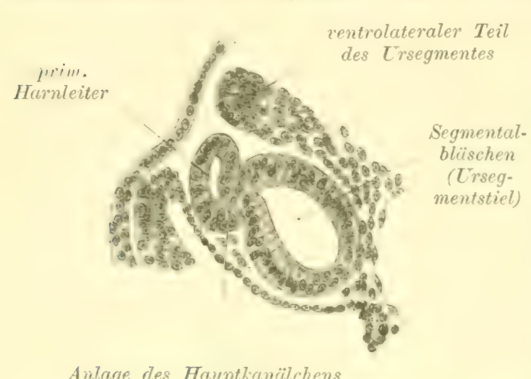


Fig. 175. Teil eines Querschnittes durch einen 3,5 mm langen Eidechsenembryo. Nach v. MIHALKOVICS (1885). Vergr. 225:1. Der Schnitt geht durch ein Segmentalbläschen, welches durch einen soliden Zellstrang, der Anlage des Hauptkanälchens, mit dem primären Harnleiter in Verbindung steht.

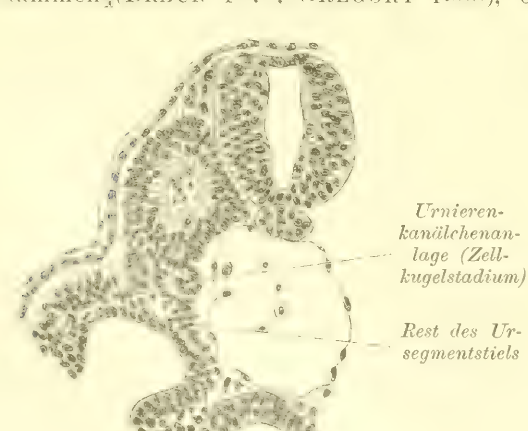


Fig. 176. Aus einem Querschnitt durch die Mitte des 30. Segmentes eines Embryos von Lacerta agilis mit 32 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195:1. Der Ursegmentstiel läßt aus seinem dorsalen Abschnitt eine Urnierenanlage (Zellkugel) hervorgehen.

die Bildung der Segmentalbläschen übergeht, wandelt sich hier nur ein Teil desselben in das Bläschen um, der Rest des Ursegmentstieles hängt dem sich ausbildenden Kanälchen eine Zeitlang als formlose Masse an (Fig. 177a, b); ich werde bei Besprechung der Ent-

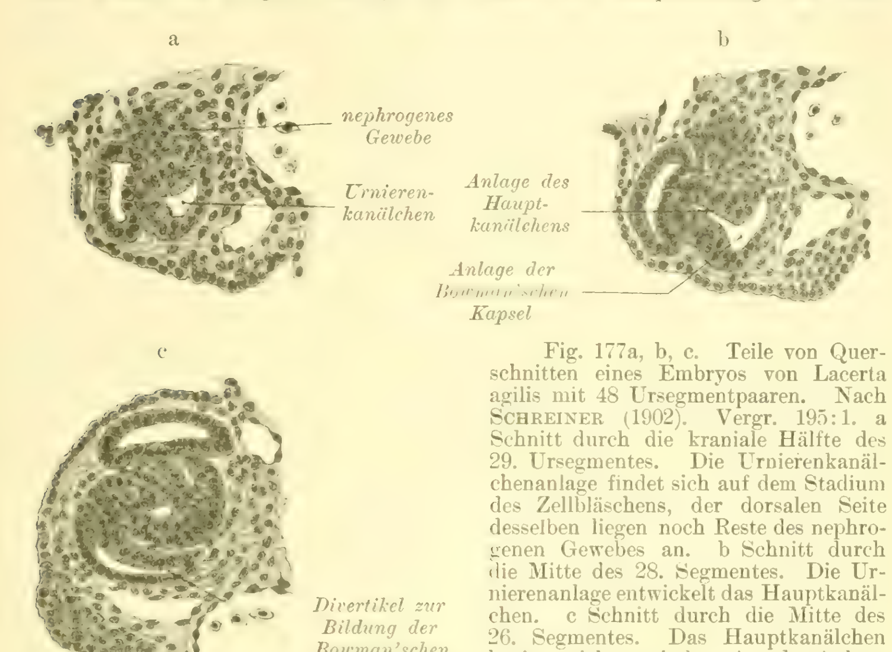


Fig. 177a, b, c. Teile von Querschnitten eines Embryos von Lacerta agilis mit 48 Ursegmentpaaren. Nach Schreiner (1902). Vergr. 195:1. a Schnitt durch die kraniale Hälfte des 29. Ursegmentes. Die Urnierenkanälchenanlage findet sich auf dem Stadium des Zellbläschens, der dorsalen Seite desselben liegen noch Reste des nephrogenen Gewebes an. b Schnitt durch die Mitte des 28. Segmentes. Die Urnierenanlage entwickelt das Hauptkanälchen. c Schnitt durch die Mitte des 26. Segmentes. Das Hauptkanälchen beginnt sich zu winden. Aus der Anlage zur Bowman'schen Kapsel entwickelt sich ein dorsales Divertikel, welches die Hauptmasse der definitiven Bowman'schen Kapsel bildet.

wickelung der nachgebildeten Kanälchen auf ihn zurückkommen. Die weitere Entwickelung verläuft dann ähnlich wie bei den vorderen, das Bläschen treibt ein Divertikel (Anlage des Hauptkanälchens) gegen den primären Harnleiter vor (Fig. 177b), dadurch wird die ganze Anlage T-förmig, die mediale Wand, der Querbalken des T flacht sich ab und wird zur Anlage der Bowman'schen Kapsel. Die Hauptkanälchen sind anfangs gestreckt, krümmen sich aber später S-förmig (Fig. 177c), aus der Anlage zur Bowman'schen Kapsel geht durch dorsale Ausstülpung (Fig. 177c) letztere selbst hervor. Nach Ausbildung der Krümmung lassen sich am Hauptkanälchen die charakteristischen zwei Teile unterscheiden, ein dickerer drüsiger, der gewunden ist und von einschichtigem flimmerndem Zylinderepithel (Kölliker 1845, Remak 1855) ausgekleidet wird (Tubulus secretorius), und zweitens ein dünnerer gerader Teil, welcher in den primären Harnleiter mündet (Tubulus collectivus). Die Zellen des T. secretorius haben ein durch zahllose kleine Körnchen gelblich getrübtes Protoplasma, die Zellen des T. collectivus sind kubisch und ohne körnige Trübung (Braun 1878). Die einzelnen Urnierenanlagen erreichen nach und nach in kraniokaudaler Richtung ihre Vollendung, so daß man aus einer Serie alle Entwickelungsstadien zusammenstellen kann (Fig. 177). Solange der Trennungsprozeß zwischen Segmental-

bläschen und Seitenplatte noch nicht vollendet ist, solange können wir von einem rudimentären primären Nephrostomalkanälchen sprechen, bei Anguis fragilis (Braun 1878) besteht ein solches sogar eine ziemlich beträchtliche Zeit. Bei Eidechsen senkt sich die Leibeshöhle in dieses Rudiment allerdings nur für eine kurze Zeitlang trichterförmig ein und würde so ein rudimentäres Nephrostom darstellen. Ein sekundäres Nephrostomalkanälchen kommt nicht zur Bildung.

Mit der Bildung der einzelnen Abschnitte des Urnierenkanälchens ist die erste Anlage der Urniere abgeschlossen. Infolge des Längenwachstumes der einzelnen Kanälchen kommt es neben der Schlängelung derselben zu einer Einstülpung der ganzen Urnierenanlage in die Leibeshöhle und damit zur Ausbildung der Urnierenfalte. Die Urniere in ihrer Gesamtheit erscheint außerordentlich regelmäßig angeordnet, die sämtlichen Malpighi'schen Körperchen liegen an der medialen Seite der Urniere in einer Reihe angeordnet, der primäre Harnleiter läuft an der dorso-lateralen Wand der Urniere entlang, gegen die Kloake zu rückt er immer mehr an der lateralen Wand herab, kommt an die Kuppe der Urnierenfalte und schließlich ganz ventral zur Urniere zu liegen. Zwischen primärem Harnleiter und der Reihe der Malpighi'schen Körperchen liegt das Konvolut der einzelnen Kanälchen.

Bildung nachgebildeter Kanälchen.

Die anfangs — mit Ausnahme des kaudalen Urnierenendes — bestandene segmentale Anordnung der Urnierenkanälchen geht mit dem fortschreitenden Wachstum verloren. Die Thatsache, daß eine Neubildung von Urnierenkanälchen stattfinden muß, geben sämtliche Autoren zu, nur über das Wie gehen die Meinungen weit auseinander. Braun (1878) nimmt eine Teilung der Malpighi'schen Körperchen an und glaubt, eine solche bei Embryonen von Tropidonotus natrix nachweisen zu können: wie weit diese Teilung sich auch auf das Urnierenkanälchen erstreckt, kann er nicht angeben. Hoffmann (1889) läßt die sekundären Kanälchen durch Sprossenbildung aus den Malpighi'schen Körperchen der primären und die tertiären gleichfalls durch Sprossenbildung aus den Malpighi'schen Körperchen der sekundären entstehen, v. Mihalkovics (1885) läßt die neuen Kanälchen aus Resten noch unverbrauchten Nierenblastems entstehen, ähnliches behauptet Gregory (1900). Bei Schreiner (1902) — dem sorgfältigsten Beobachter — begegnen wir nur Angaben über eine Neubildung in den kaudalen Segmenten vom 25. Segment an, ob eine solche auch in den vorderen erfolgt, hat er nicht untersucht. Bevor die primären Urnierenkanälchen aus dem nephrogenen Gewebe entstehen, vergrößert sich das letztere durch Vermehrung der eigenen Elemente sehr stark. Für die primären Kanälchen wird nur der ventrale kleinere Teil aufgebraucht, der dorsale größere bleibt für die nachgebildeten Kanälchen übrig (Fig. 177a, b). Infolge ihrer Entstehung müssen die nachgebildeten Kanälchen immer dorsal von den primären liegen. Wie sich der primäre Harnleiter gegenüber diesen nachgebildeten Urnierenkanälchen verhält, ist nicht untersucht.

Rückbildung der Urniere.

Die Urniere der Reptilien funktioniert nicht bloß während des ganzen embryonalen Lebens, sondern noch eine ziemliche Zeit im

jungen Tiere gleichzeitig mit der Nachniere. Mihalkovics (1885) fand die Urniere bei ein Jahr alten jungen Eidechsen noch gut entwickelt, Braun (1878) setzt den Beginn der Rückbildung der Urniere auf das zweite Lebensjahr nach dem ersten Winterschlaf, Möller (1899) trifft die Urniere bei einer männlichen Emys lutaria von 3,65 cm Plastronlänge noch in Funktion, Szakall (1899) findet die Urniere bei einem jungen Weibchen von Alligator mississipiensis noch in voller Thätigkeit. Die Rückbildung der Urniere beginnt allerdings schon während des Embryonallebens; aber nur im vorderen Abschnitt der Urniere und bringt diesen, bis das Tier ausschlüpft, vom vorderen Pol bis zum kranialen Rande der Geschlechtsdrüse zum Schwund (Braun 1878). Der übrige Teil der Urniere bleibt, wie oben angegeben, bis in das 1. resp. 2. Lebensjahr erhalten. Beim Männchen teilt sich der übrig bleibende Teil der Urniere in einen Geschlechtsteil und einen sekretorischen Teil. Der Geschlechtsteil tritt mit dem Hoden in Verbindung und bleibt samt dem primären Harnleiter als Nebenhoden und Ductus deferens erhalten. Die Kanälchen der sekretorischen Abschnitte des Männchens und die der ganzen Urniere des Weibchens fallen einer fettigen Degeneration anheim und schwinden im Laufe des 2. Lebensjahres. Reste der Urnierenkanälchen und des primären Harnleiters bleiben beim Weibchen als Epoophoron erhalten, ebenso ein Rudiment des primären Harnleiters oberhalb der Vereinigung mit dem Ureter bei den Eidechsen und Schlangen, welches bei den Schildkröten und Krokodilen fehlt (Gegenbaur 1901). Der sog. gelbe Körper, der beim Weibchen als Paroophoron, beim Männchen als Paradidymis bezeichnet wird und als Rest der Urniere aufgefaßt wurde, steht in keiner Beziehung zur Urniere (Braun 1878), sondern stellt die Nebenniere dar.

Vorniere und Urniere.

Nach den Angaben von Mihalkovics (1885), Hoffmann (1889) und deren Bestätigung durch Rabl (1896) kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß Urnierenkanälchen auch in den Segmenten zur Entwickelung und Ausbildung gelangen, in denen der Vornierenwulst sich anlegt und daß die Urnierenkanälchen sehr schnell den Vornierenkanälchen folgen. Durch dieses Nebeneinandervorkommen von Urniere und Vorniere in den gleichen Segmenten kann es, wenn die Vornierenkanälchen längere Zeit erhalten bleiben, zu derartig verwirrenden Bildern kommen, daß Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen nicht mehr voneinander zu trennen sind und daß die Entscheidung, welche von beiden Kanälchenarten bei einem Embryo vorliegt, nur durch das Studium ihrer Entwickelung möglich wird. Die Verwirrung wird bei Schildkröten und Krokodilen dadurch gesteigert, daß hier in der gemeinsamen Region von Vorniere und Urniere eine Art äußerer Glomeruli neben den Malpighi'schen Körperchen der Urniere entwickelt wird. Dabei liegen beide Gefäßknäuelbildungen so dicht nebeneinander, daß sie zu einem Gebilde zusammenfließen können. Die interessanten Angaben, welche Wiedersheim (1890) über die Entwickelung der Vorniere und Urniere bei Krokodilen und Schildkröten macht, finden in diesem Umstand vielleicht ihre Erklärung. Wiedersheim findet bei einem Embryo von Crocodilus biporcatus ein einheitliches Harnorgan, er bezeichnet dessen vorderen Abschnitt als Vorniere, den hinteren als Urniere. Vorniere und

Urniere gehen in der vorderen Hälfte des einheitlichen Organes derart ineinander über, daß eine Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist. In dem sog. Vornierenteil findet er Harnkanälchen mit Nephrostomen, welche in die allgemeine Leibeshöhle münden und dorsal und medial von diesen Trichtermündungen einen einheitlichen äußeren Glomerulus. Im sog. Urnierenteil findet er Harnkanälchen ohne Nephrostome, aber in Verbindung mit isolierten Malpighi'schen Körperchen. Im Zwischenteil sieht er gegen die Vorniere zu den kontinuierlichen äußeren Glomerulus sich allmählich gegen die Leibeshöhle abschließen, gegen die Urniere zu den abgekammerten einheitlichen äußeren Glomerulus erst in größere, dann in immer kleinere voneiander vollständig abgeschlossene Kämmerchen mit Glomerulusteilen zerfallen, bis ein allmählicher Uebergang zu den Malpighischen Körperchen der Urnierenregion erreicht ist. Wiedersheim denkt sich — junge Entwickelungsstadien, welche einzig die Entscheidung bringen könnten, standen ihm nicht zur Verfügung —, daß die ventralen Trichterlippen der Vornierennephrostome allmählich zwischen äußerem Glomerulus und Mesenterialwurzel in die Höhe gewachsen sind und so durch Umwachsung den äußeren kontinuierlichen Glomerulus zunächst zu einem inneren kontinuierlichen Glomerulus gemacht hätten: aus dem kontinuierlichen inneren Glomerulus entstünden dann durch fortschreitenden Zerfall die diskontinuierlichen Malpighi'schen Körperchen der Urnierenregion.

Ob wir hier nun wirklich Vorniere und Urniere, oder ob wir nur Urniere und zwar im vordersten Abschnitt mit Resten des äußeren Vornierenglomerulus vor uns haben, darüber kann nur durch eine Untersuchung jüngerer Stadien der definitive Entscheid gefällt werden.

24. Urniere der Vögel.

Mutterboden.

Auch hier bilden die Ursegmentstiele den Mutterboden für die Urnierenkanälchen (Sedgwick 1880), ihrer Form nach lassen sie sich in drei Gruppen trennen. Die erste Gruppe umfaßt die Stiele des 12.—15. Segmentes, die zweite Gruppe die des 16.—19. oder 20. Segmentes, die dritte Gruppe die des 20. oder 21. bis zum Kloakensegment, die Zahlen sind Durchschnittszahlen, können also im Einzelfall variieren. Die Stiele der ersten Gruppe lösen sich wohl von den Ursegmenten, bewahren aber ihre Verbindung mit der Seitenplatte, sie sind fast solid, zeigen aber noch deutlich eine Zentrierung auf die verschwundene Lichtung: ab und zu enthalten sie in ihrem lateralen Teil feine Spalten, welche mit dem Cölom der Seitenplatte in Zusammenhang stehen, in diesem Falle erscheinen sie noch deutlich röhrenförmig: sie werden direkt in Urnierenkanälchenanlagen übergeführt. Die Ursegmentstiele der zweiten Gruppe lösen sich von den Ursegmenten, behalten aber ihre Verbindung mit der Seitenplatte bei, verhalten sich also in dieser Hinsicht genau wie die Ursegmenstiele der ersten Gruppe. Sie verlieren aber nicht nur frühzeitig ihre Lichtung, sondern geben auch vollständig ihre epitheliale Röhrenform auf, die Hauptmasse ihrer Splanchnopleuraelemente wandert aus und vermehrt das mesenchymatische Bildungsmaterial, die zurückbleibenden Elemente der Somatopleura und vielleicht Reste der Splanchnopleura ballen sich zusammen und bilden im Bereiche eines Ursegmentes

mehrere solide Zellhaufen, die teilweise noch mit der Seitenplatte in Zusammenhang bleiben (Fig. 178). Die Ursegmentstiele der dritten Gruppe lösen sich sowohl von dem Ursegment als von

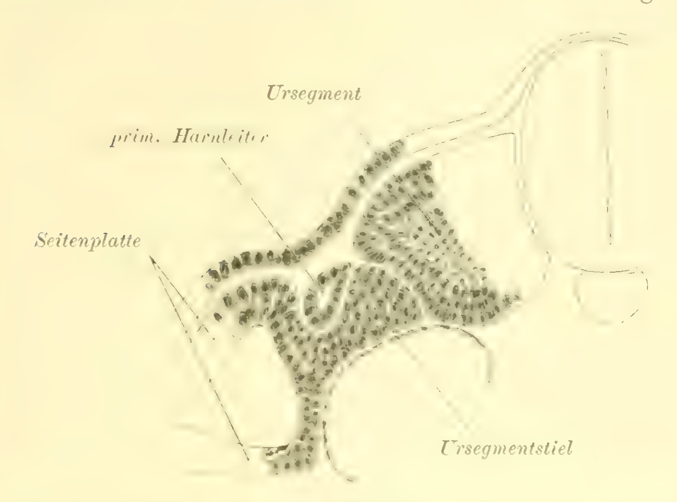


Fig. 178. Querschnitt eines Hühnerembryos 2 Tage 6 Stunden alt. Nach KÖLLIKER (1879). Vergr. ca. 210-fach. Der Ursegmentstiel hat seine Verbindung mit dem Ursegment aufgegeben, seine Zellen liegen in regelloser Masse, so daß eine Zusammensetzung aus 2 Blättern nicht mehr zu erkennen ist.

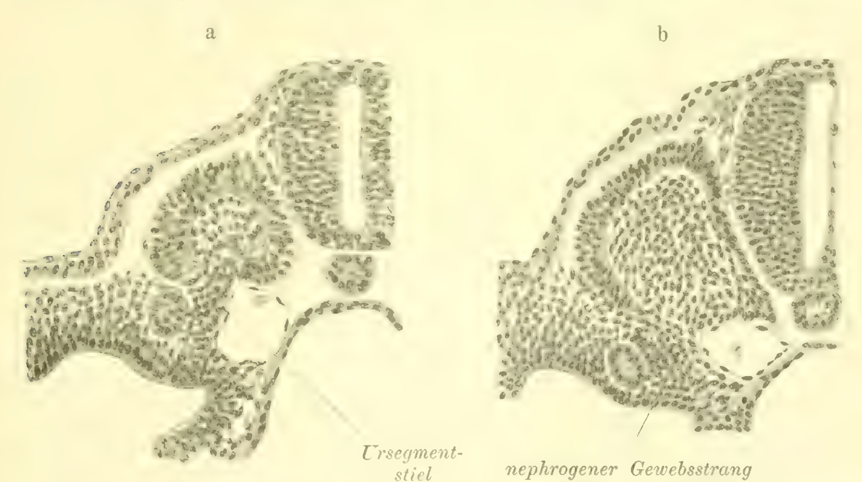


Fig. 179a, b. Querschnitt durch das 30. Segment (letztes Urnierensegment), a eines Embryos mit 31, b eines Embryos mit 33 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Vergr. ca. 150:1. a Der Ursegmentstiel beginnt sich von Ursegment und Seitenplatte zu lösen, seine Elemente haben die Anordnung in Blätter aufgegeben. b Aus dem ventralen Abschnitt des Ursegmentstieles bildet sich der nephrogene Gewebsstrang.

der Seitenplatte ab. Jeder Ursegmentstiel dieser Gruppe zerfällt in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, der dorsale wandelt sich in Mesenchymgewebe um und bildet schließlich das Bindegewebe der entsprechenden Urnierenpartie, die ventralen Abschnitte verschmelzen untereinander und bilden unter Aufgabe ihrer bisherigen

epithelialen Anordnung den nephrogenen Gewebsstrang, welcher sich nur unscharf gegen die mesenchymatische Umgebung abgrenzt (Fig. 179a, b). Da die Bildung des nephrogenen Gewebsstranges kaudalwärts schneller fortschreitet als die Abtrennung der Ursegmentstiele von Ursegment und Seitenplatte, kann man sich in den letzten Segmenten eines Embryos, die noch Seitenplatte und Ursegmentstiel bilden, von dem Uebergang des nephrogenen Gewebes in die Ursegmentstiele überzeugen und dabei feststellen, daß es wenigstens in den letzten Segmenten nur die Mitte des Ursegmentstieles ist, welche das nephrogene Gewebe liefert, so daß nicht bloß die in das Ursegment übergehenden Abschnitte des Ursegmentstieles, sondern auch die an die Seitenplatte angrenzenden in mesenchymatisches Gewebe umgewandelt werden (Fig. 179b).

Zeit der Anlage.

Die Urnierenkanälchen entstehen nacheinander in kranio-kaudaler Richtung. Die ersten Anlagen finden sich im Anfang des 3. Tages der Entwickelung (KÖLLIKER 1879), nach v. MIHALKOVICS (1885) schon am Ende des 2. Tages und zwar bevor der primäre Harnleiter in seiner ganzen Länge ausgehöhlt ist (FÜRBRINGER 1878). Die letzten Anlagen werden bei Hühnerembryonen mit über 38, bei Entenembryonen mit 45 Ursegmentpaaren entwickelt (SCHREINER 1902).

Ort und Zahl der Anlagen.

Die Zahl der Segmente, in denen Urnierenkanälchen gebildet werden, ist nicht sicher zu bestimmen, einmal, weil die vordersten Kanälchen nur rudimentär angelegt werden und deshalb stark variieren, zweitens, weil die am weitesten kranial gelegenen Urnierenkanälchen in die Vornierenregion zu liegen kommen und es manchmal unmöglich ist, Vornieren und Urnierenkanälchen voneinander zu unterscheiden. Sicher ist, daß sich Urnierenkanälchen bis zum 12. Segment finden. v. MIHALKOVICS (1885) giebt als vordere Grenze der Urniere das 10. Segment an, doch wird eine weitere Untersuchung die Grenze wahrscheinlich noch weiter kranialwärts verschieben. Das letzte Segment, in dem noch Urnierenkanälchenanlagen beobachtet wurden, ist beim Hühnchen das 30. (SEDGWICK [1880], v. MIHALKOVICS [1885], SCHREINER [1902]), bei der Ente das 32. (SCHREINER [1902]).

Die Zahl der Urnierenkanälchen überschreitet bedeutend die Zahl der Urnierensegmente, und zwar nimmt sie von der kranialen zur kaudalen Grenze der Urniere zu. In der kaudalen Urnierenregion des Hühnchens, vom 30.—20. Segment, trifft man ziemlich konstant 5—6 Kanälchen in jedem Segment, vom 20. Segment ab kranialwärts scheint die Zahl der Kanälchen allmählich abzunehmen, im vordersten Urnierensegment ist sicher nur ein Kanälchen vorhanden (SEDGWICK 1880). Bei der Ente fand SCHREINER (1902) im 20. Segment 4—5 Anlagen, im 25. 7, im 26. 9 und im 27. Segment 13 Anlagen. Wie groß aber auch die Zahl der primären Kanälchen eines Segmentes sein mag, sie liegen stets hintereinander in einer Reihe angeordnet, niemals übereinander geschichtet.

Art der Anlage.

Die Art der Anlage ist entsprechend dem verschiedenen Verhalten der Ursegmentstiele in den einzelnen Regionen der Urniere eine ver-

schiedene. Wie wir bei den Ursegmentstielen drei Gruppen unterschieden haben, so können wir auch die Urnierenanlagen in drei Gruppen zusammenfassen. In der kranialen Gruppe, 12.—15. Segment,

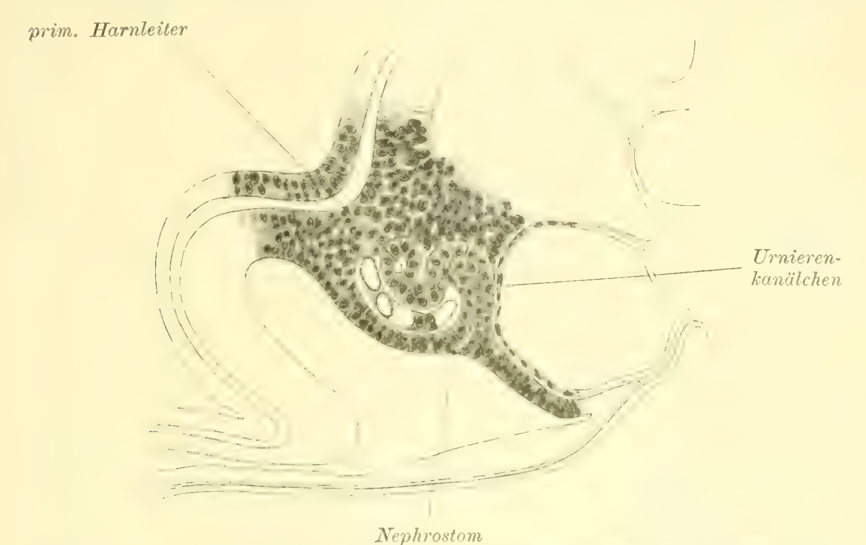


Fig. 180. Querschnitt eines Hühnerembryos 2 Tage 6 Stunden alt. Nach KÖLLIKER (1879), Vergr. 215 : 1. Das Urnierenkanälchen hat seinen Zusammenhang mit der Seitenplatte bewahrt (primäres Nephrostomalkanälchen), die Leibeshöhle sendet eine feine Spalte ein Stück weit in dasselbe hinein (Nephrostom), auf seiner anderen Seite ist das solide Kanälchen unter Bildung einer S-förmigen Schlinge mit dem primären Harnleiter in Verbindung getreten.

gehen die Ursegmentstiele direkt, wie wir oben gesehen haben, in die Kanälchenanlagen über; die Anlagen bleiben meist rudimentär und werden sehr bald zurückgebildet. Im zweiten Abschnitt, 16.—19. oder 20. Segment, gehen aus den dort gebildeten Zellenballen der Ursegmentstiele Urnierenbläschen hervor, deren Lichtung manchmal noch deutlich in Zusammenhang mit der Cölomlichtung stehen kann. An der Zusammenhangstelle ist die spaltförmige Lichtung häufig trichterförmig erweitert, so daß KÖLLIKER (1879) und SEDGWICK (1880) im Rechte sind, wenn sie von rudimentären Nephrostomalkanälchen und Nephrostomen sprechen (Fig. 180). Im dritten Abschnitt differenzieren sich aus den mittleren Partien des nephrogenen Gewebes Zellkugeln (Fig. 181a), welche durch Zentrierung der Zellen und Ausbildung einer Lichtung sich im Laufe der Entwickelung gleichfalls in Urnierenbläschen umwandeln. Sämtliche Urnierenbläschen liegen entsprechend ihrer Entwickelung an der medialen Seite des primären Harnleiters. Aus den Bläschen entwickeln sich durch eine lateralwärts gerichtete Ausstülpung (Fig. 181b), aus den durch direkte Umwandlung der Ursegmentstiele von Anbeginn in Röhrenform angelegten Urnierenkanälchen durch einfache Verlängerung die Hauptkanälchen. Sie sind anfangs solid, höhlen sich später aus, gewinnen Verbindung mit dem Harnleiter und brechen schließlich in denselben durch, während das Urnierenbläschen zur Anlage der BOWMAN'schen Kapsel wird (Fig. 181c). Bei den am weitesten kaudal gelegenen Kanälchen erfolgt die Aushöhlung der Hauptkanälchen erst nach der Verbindung mit dem pri-

mären Harnleiter, der zu dieser Zeit gleichfalls noch solid ist (KÖLLIKER 1875, FÜRBRINGER 1878). Die rudimentären Nephrostomalkanälchen, welche der dritte Urnierenabschnitt von Anfang an nicht besitzt, gehen in den anderen Abschnitten sehr schnell zu Grunde,

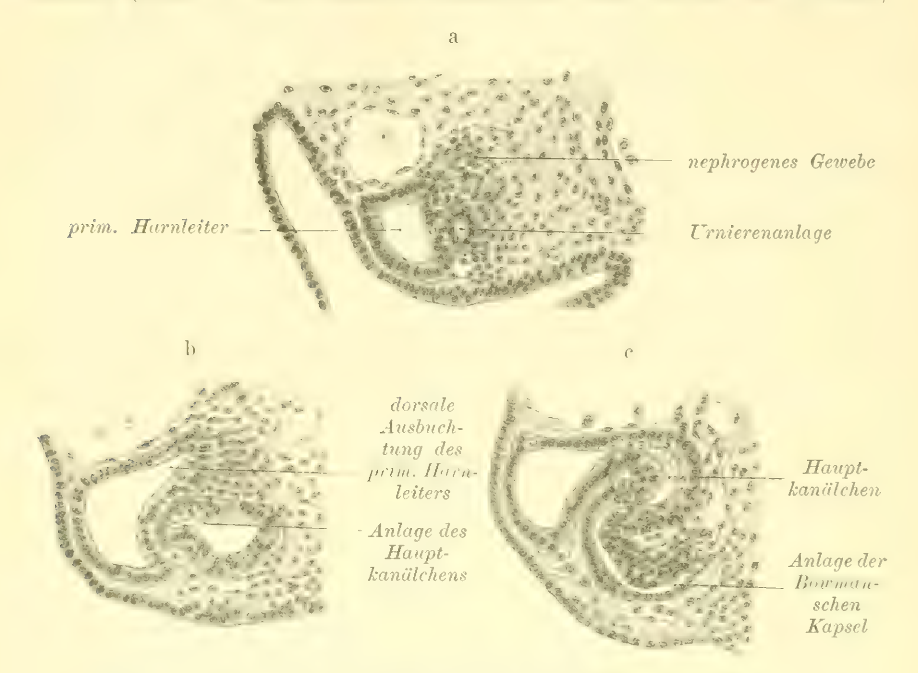


Fig. 181 a, b, c. Drei Querschnitte durch sich anlegende Urnierenkanälchen eines Entenembryos mit 45 Ursegmentpaaren. Die Lage der Schnitte ist in Fig. 194 angegeben. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195:1. a zeigt an der medialen Seite des primären Harnkanälchens das nephrogene Gewebe, in dessen Mitte eine Urnierenkanälchenanlage im Stadium der Anlage sich befindet. b zeigt das Urnierenbläschen und das auswachsende Hauptkanälchen. Der Schnitt geht durch eine dorsale Ausbuchtung des primären Harnleiters. c zeigt das Hauptkanälchen in den primären Harnleiter durchgebrochen, in der Höhlung der BOWMAN'schen Kapsel die Anlage des Glomerulus.

so daß die Anlagen der BOWMAN'schen Kapsel die blinden geschlossenen Enden der Urnierenkanälchen bilden. Der Durchbruch resp. die Verbindung mit dem primären Harnleiter erfolgt am Ende des 3. oder am 4. Tage (SEDGWICK 1880). Ab und zu bildet der primäre Harnleiter gegen die anwachsenden primären Hauptkanälchen eine leichte Ausbuchtung. Wo die Kanälchen sehr dicht liegen, erreichen nicht alle Anlagen den primären Harnleiter, sondern verbinden sich mit einem benachbarten Kanälchen. Die weitere Ausbildung besteht in einer S-förmigen Schlängelung des Hauptkanälchens und einer Trennung desselben in einen gewundenen Tubulus secretorius und einen ziemlich gerade verlaufenden Tubulus collectivus, welch letzterer die Verbindung mit dem primären Harnleiter vermittelt.

Die ersten Urnierenglomeruli finden sich bei Hühnerembryonen mit 34 Ursegmentpaaren (ABRAHAM und KEIBEL 1900), bei Embryonen des Wellensittichs mit 36 Ursegmentpaaren (ABRAHAM 1901). In dem vordersten Urnierenkanälchen beginnt die Entwickelung der Glomeruli,

bevor das Hauptkanälchen mit dem primären Harnleiter in Verbindung tritt (JANOSIK 1885).

Durch das Längenwachstum und die dadurch bedingte Schlängelung der einzelnen Urnierenkanälchen nimmt die Urniere an Masse zu und springt unter Bildung der sog. Urnierenfalte in die Leibeshöhle vor. Die höchste Ausbildung ist bei Hühnerembryonen am 7.—8. Tag der Bebrütung erreicht.

Nachgebildete Kanälchen.

Die Urniere des Hühnchens entwickelt neben den zuerst angelegten primären Urnierenkanälchen sekundäre und tertiäre. Dieselben treten nicht im ganzen Bereiche der Urniere auf, sondern meist nur entsprechend dem dritten Abschnitt der Urniere, dessen Kanälchen aus dem nephrogenen Gewebsstrang angelegt wurden (SEDGWICK 1880, v. MIHALKOVICS 1885). Im kranialen Gebiet dieses Abschnittes erscheinen die sekundären Kanälchen, wenn die primären in den primären Harnleiter durchgebrochen sind, im kaudalen Bezirk desselben, wenn die primären Anlagen das Bläschenstadium noch nicht verlassen haben (SEDGWICK 1880, JANOSIK 1885). Die Entwickelungsdauer der nachgebildeten Urnierenkanälchen ist wie die der primären eine außerordentlich kurze. Die nachgebildeten Kanälchen bilden sich wie die primären aus dem nephrogenen Gewebsstrang (SEDGWICK 1880, v. MIHALKOVICS 1885, JANOSIK 1885, SCHREINER 1902). Dasselbe nimmt unmittelbar nach seiner Zusammenschweißung aus den Ursegmentstielen an Masse zu, so daß die primären Urnierenanlagen den vorhandenen Mutterboden nicht aufbrauchen, sondern dorsal und ventral Reste desselben übrig lassen (Fig. 181a). In diesen Resten entstehen die nachgebildeten Kanälchen, sie kommen also nicht bloß



Fig. 182. Aus einem Schnitt durch das 30. Segment eines Mövenembryo (Larus ridibundus) mit 48 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902), Vergr. 120:1. Der Schnitt geht durch einen außerordentlich langen Urnierenureter, an dessen medialer Seite eine Reihe übereinander geschichteter, nachgebildeter Urnierenkanälchen (in der Figur nicht alle als solche bezeichnet) liegen.

dorsal, wie die nachgebildeten Kanälchen anderer Urnieren, sondern auch ventral von dem primären Harnleiter zur Entwickelung (v. MIHALKOVICS 1885, SCHREINER 1902). Die dorsalen Kanälchen sind zahlreicher als die ventralen und sind in mehreren übereinander gelegenen Reihen angeordnet (Fig. 182). Alle nachgebildeten Kanälchen machen

die gleichen Entwickelungsstadien wie die primären durch (Kugelform, Bläschenform u. s. w.). Die Ausmündung der nachgebildeten Kanälchen erfolgt auf verschiedene Art und Weise, ist sie abhängig von der größeren oder geringeren Entfernung der Kanälchen von dem primären Harnleiter. Ein Teil derselben bricht sicher in den primären Harnleiter durch, ein zweiter Teil sucht seine Mündung in den Sammelröhren der primären Kanälchen und endlich ein dritter Teil mündet in Ausbuchtungen, welche ihnen der primäre Harnleiter entgegensendet; gemäß unserer Definition müssen wir diese Ausbuchtungen als Urnierenureteren bezeichnen. Schon SEDGWICK (1880) giebt die Möglichkeit solcher Ureteren zu, JANOSIK (1885) sieht im hinteren Abschnitt der Urniere den primären Harnleiter deutliche solide Sprossen gegen die Kanälchenanlagen treiben, aber erst SCHREINER (1902) hat die Anlage der Ureteren genauer verfolgt. In der Fig. 183, die von einem Entenembryo mit 45 Ursegmentpaaren stammt, gebe ich eine Profilrekonstruktion des primären Harnleiters nach SCHREINER (1902) wieder. Die ventro-laterale Wand, die linke Grenzlinie des Harnleiters in der Figur hat einen ungefähr geradlinigen Verlauf, die dorso-mediale Wand dagegen zeigt zahlreiche Ausbuchtungen von ganz verschiedener Länge (vergl. auch Fig. 181a, 181b). Wie weit kranialwärts solche Ausbuchtungen des primären Harnleiters entwickelt werden, giebt SCHREINER leider nicht an, doch zeichnet er sie in dieser Figur bis zum 24. Segment. Die Möglichkeit ist also vorhanden, daß in der ganzen kaudalen Urnierenregion, vom 20.—30. Ursegment, in welcher

Fig. 183. Profilkonstruktion des primären Harnleiters eines Entenembryos mit 45 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Die Projektion ist auf eine Ebene, welche mit der sagittalen einen ventralen offenen Winkel von 45° bildet, ausgeführt, die Ordnungszahlen der Segmente sind mit römischen Zahlen eingetragen. Während die ventrale Kontur des primären Harnleiters annähernd gerade verläuft, ist die dorsale wellenförmig gestaltet, durch eine große Reihe verschieden geformter Ausbuchtungen, den Anlagen von Urnierenureteren. Die einzelnen Urnierenkanälchen sind durch dunkle Kreise dargestellt.

die nachgebildeten Kanälchen nur auftreten, auch Ureterenanlagen zur Entwickelung gelangen können. Damit hätten wir Verhältnisse verzeichnet, ganz ähnlich denen, wie sie sich nach BRAUER (1902) für die nachgebildeten Urnierenkanälchen der Gymnophionen gelten, nur mit dem einen Unterschiede, daß bei den Gymnophionen sämtliche nachgebildeten Kanälchen durch Urnierenureteren ihren Abfluß nach außen gewinnen. Diese Ausstülpungen wachsen in der Folgezeit bei Embryonen mit 48, 50 und mehr Ursegmentpaaren in dorso-medialer Richtung aus und stellen taschenförmige Ausbuchtungen dar, welche sich an ihren blinden Enden noch teilen können. Bei dem Hühnchen erreichen die Ureteren keine so große Entwickelung wie bei der Ente. Die Fig. 184 giebt die Urnierenureteren von einem Entenembryo mit 50 Ursegmentpaaren gleichzeitig mit der ersten Anlage des Nachnierenureters wieder und zeigt eine weitgehende Uebereinstimmung beider. Wir werden bei der Besprechung der Nachnierenentwickelung sehen, daß der Nachnierenureter in das Metanephrosblastem hineinwächst und

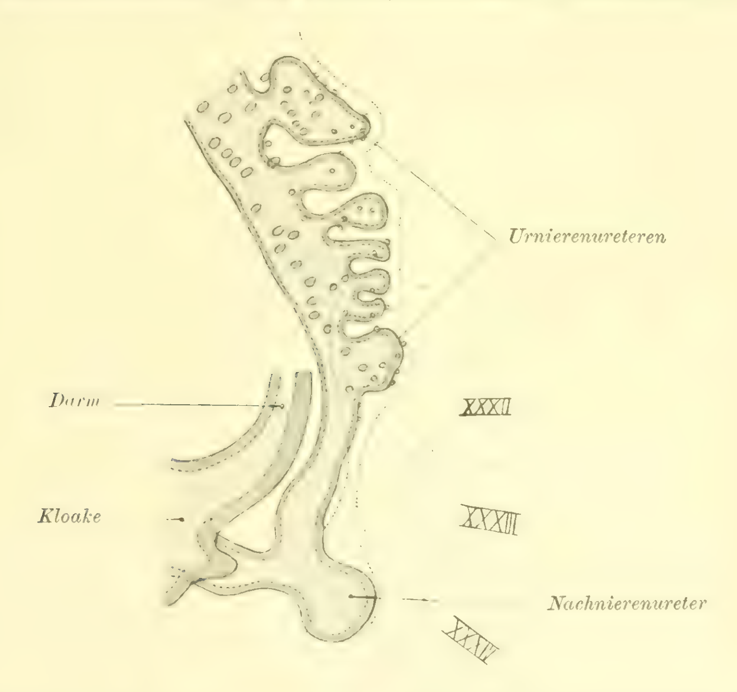


Fig. 184. Profilkonstruktion des primären Harnleiters eines Entenembryos mit 50 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Von der dorso-medialen Seite des primären Harnleiters gehen zahlreiche Urnierenureter aus, welche bis auf ihre geringe Ausbildung vollständig der Anlage des Nachnierenureters gleichen.

dasselbe vor sich her treibt; ganz ähnlich verhalten sich die Urnierenureteren, sie treiben gleichfalls das mesonephrogene Gewebe vor sich her und bewirken vielleicht dadurch die Trennung desselben in die einzelnen nachgebildeten Urnierenkanälchenanlagen. Fig. 182 giebt den Querschnitt durch die Urniere und den primären Harnleiter eines Mövenembryos wieder und zwar an einer Stelle, wo ein Urnierenureter abgegeben wird. Man sieht in dieser Figur, wie groß ein solcher

Ureter werden kann und wie seinem blinden Ende kappenförmig nephrogenes Gewebe aufsitzt, genau so wie das metanephrogene Gewebe den sekundären Sammelgängen der Nachniere. Ich komme im Schlußkapitel auf diese Verhältnisse zurück.

Da die nachgebildeten Urnierenkanälchen nur im kranialen Urnierenabschnitt, vom 20.—30. Ursegment auftreten, können wir auch an der Urniere der Vögel einen kranialen oder Genitalabschnitt und einen kaudalen oder sekretorischen Abschnitt der Urniere unterscheiden.

Vorniere und Urniere.

Die Urniere kommt in den gleichen Segmenten zur Anlage wie die Vorniere. Auf welcher Strecke beide nebeneinander vorkommen, kann endgültig ohne erneute Untersuchung nicht festgestellt werden. Da Urnierenkanälchen sicher im 12. Segment auftreten, sind Urniere und Vorniere vom 12.—15. Segment nebeneinander vorhanden, doch glaube ich nach den Ergebnissen einer noch nicht vollständig abgeschlossenen Untersuchung die Strecke um ein bedeutendes vergrößern zu können. Das Nebeneinandervorkommen von Vorniere und Urniere und die späte Anlage von äußeren Glomeruli der Vorniere bringen auch beim Hühnchen an dieser Stelle eine Vermischung von äußeren und inneren Glomeruli zu stande und erzeugen damit Bildungen, wie wir sie in der sog. gemeinsamen Vornieren- und Urnierenregion der Reptilien erwähnt haben. Auch bei den Vögeln ist eine bestimmte Darstellung dieser Verhältnisse nach dem Stande der Untersuchung zur Stunde noch nicht erlaubt.

Rückbildung der Urniere.

Die Rückbildung der Urniere beginnt am 8.—9. und erstreckt sich bis zum 16. oder 17. Bebrütungstage; im ausgeschlüpften Tier ist die Rückbildung vollendet (v. Mihalkovics 1885). Die Rückbildung erfolgt durch eine allmähliche Verödung der Lichtung und durch fettige Degeneration der auskleidenden Epithelien. Wieviel von der Urniere beim Männchen erhalten bleibt, besprechen wir im Unterkapitel „Urogenitalverbindung“.

25. Urniere der Säugetiere.

Mutterboden.

Die Differenzierung des Mesoderms verläuft bei den meisten Säugetieren außerordentlich abgekürzt. Die hintereinander gelegenen Ursegmentstiele verschmelzen sofort nach ihrer Anlage zum nephrogenen Gewebsstrang (Zwischenstrang, His 1868, Grenzstrang, Hensen 1875). Die Verschmelzung beginnt bereits, ehe die Segmentierung zur Hälfte beendigt ist und schreitet dann mit letzterer fort, oder überholt sie. Wir sehen deswegen nur in den vordersten Segmenten wirkliche Ursegmentstiele zur Entwickelung gelangen, in den weiter kaudal gelegenen sind die Stiele bereits in der ersten Anlage untereinander verschmolzen. Die Möglichkeit, daß dieser scheinbar ununterbrochene Strang bei genauerer Untersuchung sich aus einzelnen Stücken zusammengesetzt erweist, oder doch wenigstens eine früher bestandene Zusammensetzung zeigt, ist aber doch in den folgenden Thatsachen gegeben. Kollmann (1891) will bei einem menschlichen Embryo von 13 Ursegmentpaaren Spuren einer segmentalen An-

ordnung des Stranges gefunden haben, seine Angaben werden dadurch gestützt, daß die Urnierenkanälchen des Menschen anfangs segmental auftreten und daß dieses segmentale Verhalten noch von den Urnierenvenen festgehalten wird; auch SCHREINER (1902) findet, daß der nephrogene Strang bei Kaninchenembryonen jeweilen entsprechend den Interstitien zwischen zwei Segmenten dünnere Stellen aufweist.

Bei Kaninchenembryonen geht in den einzelnen Segmenten, sowohl den kranialen als den kaudalen, nicht der ganze Ursegmentstiel in die Bildung des nephrogenen Gewebsstranges auf. SCHREINER (1902) findet, daß die mediale Hälfte der Stiele in Mesenchymgewebe übergeht und nur die laterale Hälfte den nephrogenen Gewebsstrang bildet.

Der nephrogene Gewebsstrang kann bald gelöst von Ursegment und Seitenplatte, bald mit einem von beiden, bald mit beiden in Zusammenhang getroffen werden. Alle drei Möglichkeiten sind in dem gleichen Embryo zu beobachten, die freien Partien des Stranges liegen dann stets kranial, die auf beiden Seiten angeschlossenen stets kaudal. Die vordere Grenze des Stranges wechselt, weil die vordersten Ursegmentstiele bald erhalten bleiben, bald zu Grunde gehen, letzteres in verschiedener Ausdehnung. Genaue Angaben sind nur für das Schaf vorhanden, wo nach BONNET (1889) sich der nephrogene Strang bis zum ersten Ursegment erstreckt. Die hintere Grenze des Stranges verschiebt sich mit der kaudalwärts fortschreitenden Segmentierung, indem bei der fortschreitenden Gliederung des Mesoderms neue Zellmassen dem kaudalen Ende des Stranges angefügt werden, so daß



Fig. 185. Querschnitt eines Kaninchenembryos mit 26 Ursegmentpaaren, Schnitt durch die Mitte des 25. Segmentes. Nach SCHREINER (1902), Vgr. 125:1. Der Schnitt geht durch die kaudale Partie des nephrogenen Gewebsstranges; derselbe zeigt hier, wo er noch mit Ursegment und Seitenplatte im Zusammenhang steht, ziemlich deutlich seine Zusammensetzung aus 2 Blättern.

sich der Strang schließlich bis in das Mündungssegment (Segment, in welchem die Einmündung des primären Harnleiters in die Kloake erfolgt), erstreckt und dieses sogar um ein geringes kaudalwärts überschreitet. Während zur Zeit der Vornierenentwickelung noch ab und zu ein Eindringen des Cöloms in die Ursegmentstiele zu beobachten war, erscheint der nephrogene Gewebsstrang über die ganze Urnierenentwickelung stets solid, und nur während seines Längenwachstums zeigt jeweilen sein kaudales Ende, welches noch mit Ursegment und Seitenplatte in Zusammenhang steht, in der Anordnung seiner Zellen die ehemalige Zusammensetzung aus zwei Blättern (Fig. 185). Eine Ausnahme machen nur die Hundeembryonen, bei welchen feine Spalträume von dem Cölom in den nephrogenen Gewebsstrang eindringen.

Sobald der nephrogene Strang vollständig frei geworden ist, zentrieren sich seine Zellen und diese Neuordnung giebt ihm einen rundlichen Querschnitt. Der fertig angelegte Strang nimmt mit fortschreitender Entwickelung durch Vermehrung der eigenen Elemente an Masse zu. Die Vermehrung ist keine gleichmäßige, sie ist um so größer, je mehr wir uns der Einmündungsstelle des primären Harnleiters in die Kloake nähern, so daß das nephrogene Gewebe an der Einmündungsstelle (Mündungssegment) am mächtigsten entwickelt ist (Kaninchen, Schreiner 1902).

Zeit des Auftretens.

Die ersten Urnierenkanälchen gelangen beim Kaninchen am 9. und 10. Tag (Kölliker 1879), 245 Stunden nach der Befruchtung, bei Embryonen 5,0—5,5 mm gr. L. (Soulié 1903) zur Entwickelung; ein Hundeembryo, 18 Tage, 4 Stunden nach der Begattung, im Besitz von 16—20 Ursegmentpaaren, zeigte bereits 8—17 Anlagen (Bonnet 1887); beim Schwein findet sich die erste Urnierenanlage bei Embryonen 14 Tage, 19 Stunden post coitum, von 5,0—5,3 mm gr. L. mit 10—11 Ursegmentpaaren; beim Menschen müssen die ersten Kanälchen bei Embryonen auftreten, die zwischen 2,6 mm und 3 mm gr. L. besitzen (His 1880, Keibel 1896). Alle ersten Urnierenkanälchenanlagen der untersuchten Vertreter aus den verschiedenen Ordnungen haben das gemeinsam, daß sie auftreten einmal unmittelbar nach der ersten Vornierenanlage und zweitens bevor der primäre Harnleiter in die Kloake mündet. Die Vollendung der Entwickelung, d. h. die Funktionsfähigkeit wird beim Meerschweinchen am 23. Tage nach dem letzten Wurf (Weber 1897), bei Kaninchenembryonen von 18—20 mm Länge (v. Mihalkovics 1885) am 16. Tage der Entwickelung (Egli 1876), bei Schafembryonen von 18—20 mm Länge (Weber 1897), bei Schweineembryonen von 6—7 cm Länge (Keibel 1897, Neuhäuser 1903) und bei menschlichen Embryonen von 7 mm NS-Länge (Weber 1897, Mac Callum 1902) erreicht. Ueberhaupt nicht zur Vollendung gelangt die Urniere der Maus, weil hier keine Malpighi'schen Körperchen entwickelt werden (Weber 1897).

Ort des Auftretens, Zahl der Kanälchen.

Die Urnierenanlage erstreckt sich bei Kaninchenembryonen vom 13. Ursegment (E. Martin 1888) bis zum 30. Segment (Schreiner 1902). Die kraniale Grenze der Urniere fand sich bei einem menschlichen Embryo von 6,8 mm NS-Länge nach Piper (1900) im 6. Rumpfsegment, in gleicher Höhe mit der unteren Grenze der Lungenanlage, die kaudale Grenze bestimmte Schreiner (1902) in einem Embryo von 5 mm NS-Länge zwischen dem vorletzten und dem letzten vor dem Mündungssegmente gelegenen Segmente. Die Zahl der zur Entwickelung gelangenden Urnierenkanälchen ist beim Kaninchen von Anfang an größer als die Zahl der Segmente, Kölliker (1879) giebt an, daß bei einem Embryo vom 10. Tage 2—3 Anlagen auf ein Segment kommen. Auch diese Dysmetamerie findet ihre Erklärung in der frühzeitigen Verschmelzung der Ursegmentstiele zu dem nephrogenen Gewebsstrang und dem damit verbundenen Verluste der metameren Anordnung. Bei dem Menschen liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als in späteren Entwickelungsstadien (Embryo

4.25 mm SS-Länge) sicher keine Metamerie der Kanälchen vorhanden ist (H. MEYER 1890), dagegen bei einem vierwöchentlichen Embryo in einer großen Anzahl von Rumpfsegmenten, wenn nicht in allen, sich immer nur ein Harnkanälchen entwickelt findet (KOLLMANN 1891); auch ZIMMERMANN (mitgeteilt durch KOLLMANN 1891) findet die ersten Anlagen der Urnierenkanälchen des Menschen metamer. Diese verschiedenen Angaben haben nichts Auffälliges, indem eine ursprüngliche Metamerie sehr bald durch Einschaltung sekundärer Urnierenkanälchen verwischt werden kann und zweitens die Metamerie bei dem einen Vertreter eine Zeitlang erhalten, bei dem anderen von Anfang an aufgegeben sein kann, wie wir das auch bei den Batrachiern und Gymnophionen gesehen haben.

Art der Anlage.

Aus dem nephrogenen Strang entstehen beim Kaninchen, bei dem die Verhältnisse noch am genauesten untersucht sind, durch Zentrierung der Zellen auf mehrere hintereinander gelegene Punkte eine Kette von Zellkugeln (Fig. 186). Die Bildung der Zellkugeln erfolgt in kraniokaudaler Richtung und zwar schubweise, so daß immer mehrere Anlagen gleichzeitig entstehen. Die Kugeln werden anfangs durch unveränderte Partieen des nephrogenen Gewebes untereinander und mit der Seitenplatte verbunden, später degenerieren diese Verbindungen und die Zellkugeln werden frei und zwar die kaudalen vor den kranialen. Die Zellkugeln wachsen und gewinnen bei Embryonen mit 17 Ursegmentpaaren (E. MARTIN 1888) eine Lichtung, sie werden damit zu Zellbläschen (Fig. 187a u. b). Durch die Massenzunahme und die Erweiterung der Lichtung werden die Anlagen vergrößert, die einzelnen Bläschen stoßen infolgedessen mit der hinteren resp. vorderen Wand aneinander und platten sich gegenseitig ab. Da diese Abplattung sich während des Gesamtwachstumes des Embryos erhält, müssen die Bläschen im gleichen Verhältnis wie ihre Umgebung wachsen (vergl. Fig. 184 u. 188), doch ist das Wachstum kein ganz gleichmäßiges, die kranialen Bläschen sind den kaudalen immer im Wachstum etwas voraus, so daß die Kanälchen in der vorderen Region 100—115, in der hinteren 80—90 μ Durchmesser haben (KÖLLIKER 1879). Bei der Maus, wo die Urniere nur rudimentär entwickelt wird, liegen die einzelnen Urnierenkanälchen stets weit auseinander. Schließlich entwickeln die Kanälchen eine dorsal und lateral gerichtete Ausstülpung,

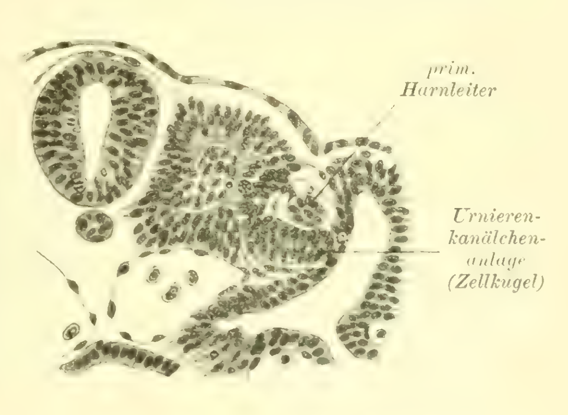


Fig. 186. Querschnitt eines Kaninchenembryos mit 26 Ursegmentpaaren in der Höhe des kaudalen Teiles des 24. Segmentes. Nach SCHREINER (1902), Vergr. 195:1. Aus dem nephrogenen Gewebe hat sich die Urnierenkanälchenanlage in Gestalt einer Zellkugel herausdifferenziert, der primäre Harnleiter ist noch solid.

das Hauptkanälchen (Fig. 188); die Ausstülpung kann anfangs solid sein und erst später sich aushöhlen. Gleichzeitig oder später (Mensch, H. Meyer 1890) mit dem Auftreten des Hauptkanälchens gestaltet



Fig. 187a, b. Zwei Querschnitte von Urnierenzellbläschen. Nach Schreiner (1902), Vergr. 195:1. a Schnitt durch das 29. Segment eines Embryos, wenig jünger als Stadium V. b Schnitt durch das 29. Segment eines Embryos nahe Stadium VII. Das Urnierenbläschen wächst sowohl durch Vermehrung seiner Zellen als durch Erweiterung seiner Lichtung.



Fig. 188. Querschnitt durch das 28. Segment eines Kaninchenembryos des Stadiums X. Nach Schreiner (1902), Vergr. 195:1. Aus dem Urnierenzellbläschen, das noch mehr an Masse zugenommen hat, entwickelt sich das Hauptkanälchen als dorso-laterales Divertikel, welches auf den primären Harnleiter zuwächst und denselben leicht komprimiert.

Fig. 189. Sagittalschnitt durch 2 Urnierenkanälchenanlagen aus dem 26. Segment eines Kaninchenembryos des Stadium IX. Nach Schreiner (1902), Vergr 195:1. Das Hauptkanälchen und die benachbarten Teile des ehemaligen Urnierenbläschens bekommen ein hohes zylindrisches Epithel, sie bilden das eigentliche Urnierenkanälchen, die ehemalige ventrale Wand des Bläschens flacht sich ab und wird dadurch zur Bowman'schen Kapsel; die ganze Urnierenanlage erscheint infolgedessen T-förmig.

sich das Bläschen T-förmig dadurch, daß seine dem Hauptkanälchen zunächst gelegenen Wände ihre Zellen zu einem hohen Zylinderepithel vergrößern, seine Schlußwand dagegen ihr Epithel abflacht. Der Grundbalken des T und das Hauptkanälchen liefern das eigentliche Urnierenkanälchen, der Querbalken die Bowman'sche Kapsel (Schreiner 1902, Fig. 189). Die genauen Zeitangaben für die einzelnen Entwickelungsstadien beim Kaninchen sind: Zellkugeln am 9.

resp. 10. Tag, Urnierenbläschen am 10. resp. 11. Tag (Kölliker 1879), Umwandlung zu Urnierenkanälchen am 12. Tag (E. Martin 1888).

Infolge ihrer Entwickelung aus den vereinigten Ursegmentstielen liegen die Urnierenkanälchen von Anfang an mit ihren lateralen Wänden der medialen Wand des primären Harnleiters an, so daß das Hauptkanälchen erst mit dem allmählichen Auseinanderrücken beider Teile eine bemerkbare Länge erhält. Die Verbindung zwischen Urnierenkanälchen und primärem Harnleiter erfolgt im allgemeinen sehr spät, so daß die Harnkanälchen bei dem Durchbruch schon die später zu besprechenden Differenzierungsprozesse durchlaufen haben. Beim Menschen fand H. Meyer in einem Embryo von 4,25 SS-Länge nur die 14 vorderen Urnierenkanälchen, bei einem Embryo von 8 mm NS-Länge dagegen sämtliche Urnierenkanälchen in Verbindung mit dem primären Harnleiter.

Weitere Ausbildung der Urnierenkanälchen.

Die Verbindung mit dem primären Harnleiter und die Erwerbung einer Lichtung im Hauptkanälchen schließt die Anlage des Urnierenkanälchens ab. Die weitere Ausbildung betrifft die Entwickelung der Glomeruli und die Differenzierung der einzelnen Kanälchen.

Die Malpighi'schen Körperchen entstehen durch allmähliche Erweiterung des Querbalkens des T-förmigen Urnierenbläschens und durch die Entwickelung eines Gefäßknäuels in dem dorsalen Winkel zwischen Längs- und Querbalken des T (Fig. 190). Die Gefäßknäuel entwickeln sich aus einem Haufen selbständig auftretender Rundzellen und treten erst nachträglich mit der Aorta in Verbindung, ein jeder Glomerulus bekommt ein Vas afferens und ein Vas efferens, letzteres geht zur V. card. poster. (Mensch, His 1880). Glomeruli werden, wo sie überhaupt zur Entwickelung gelangen, in sämtlichen Urnierenkanälchen angelegt, und entwickeln sich schubweise in kranio-kaudaler

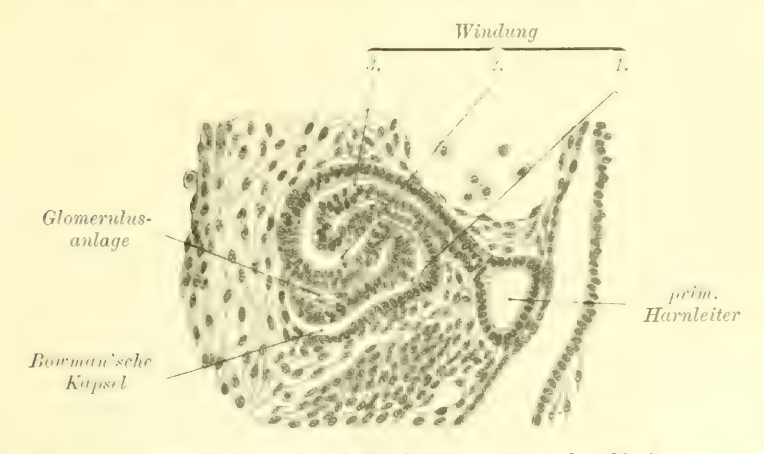


Fig. 190. Querschnitt durch ein Urnierenkanälchen des 20. Segmentes eines Kaninchenembryos des Stadium XI. Nach Schreiner (1902), Vergr. 195:1. Die Bowman'sche Kapsel hat sich durch Ausstülpung des dorsalen Schenkels des T-Querbalkens gebildet, in ihrer Höhlung liegt ein Gefäßquerschnitt, die erste Anlage des Glomerulus. Das Urnierenkanälchen ist vollständig entwickelt, bildet in 3 Etagen übereinander liegende Windungen und mündet in den primären Harnleiter.

Richtung. Bei dem Menschen wurden die ersten Glomeruli-Anlagen von His (1880) in einem menschlichen Embryo von 4 mm gr. L. nachgewiesen. Die ersten ausgebildeten Glomeruli bestimmt Weber (1897) bei 7 mm langen menschlichen Embryonen, ca. 28 Tage alt. H. Meyer (1890) findet in einem menschlichen Embryo von 8 mm NS-Länge im ganzen Bereiche der Urniere Glomeruli entwickelt, nur enthielten die des distalen Viertels noch kein Blut. Beim Schwein treten die ersten Glomeruli bei 14 Tage 16 Stunden alten Embryonen mit 20 Ursegmentpaaren auf, Embryonen des 18.—19. Tages mit 26—29 Ursegmentpaaren besitzen wohlausgebildete Glomeruli (Keibel 1897). Beim Meerschweinchen sind die ersten Anlagen bei Embryonen von 18 Tagen nach dem letzten Wurf vorhanden, wohlausgebildete Glomeruli jedoch erst am 23.—24. Tag (Weber 1897). Bei dem Kaninchen zeigen Embryonen von 6,5 mm Länge im kranialen Urnierenabschnitt noch keine Glomeruli (Soulié 1903). Die Maus entwickelt, wie wir oben gesehen haben, keine Urnierenglomeruli.

Das Epithel der Bowman'schen Kapsel ist im Parietalblatt von Anfang an abgeflacht, im visceralen dagegen zunächst noch kubisch oder gar zylindrisch (Fig. 190). Die Abflachung desselben erfolgt relativ spät, nach v. Mihalkovics (1885) allgemein bei Säugetierembryonen von 15—18 mm Länge, nach Weber (1897) bei Schweinembryonen von 19—23 mm Länge. Bei dem Meerschweinchen flacht sich das viscerale Epithel, wie es scheint, überhaupt nicht ab, da Weber (1897) bei schon eingetretener Rückbildung der Urniere immer noch die hohe Zylinderform findet.

Mit der Verlängerung des Urnierenhauptkanälchens wächst auch der Glomerulus und erreicht ganz auffallende Durchmesser. Bei Schaf- und Rindsembryonen von 10—14 mm Länge, menschlichen Embryonen von 15—18 mm Länge schwankt ihr Durchmesser anfangs zwischen 0,04 bis 0,065 mm, später zwischen 0,2 und 0,35 mm, bei 5—6 langen Schweineembryonen erreicht er sogar einen Durchmesser von 0,5 mm, so daß man hier die Glomeruli schon mit freiem Auge erkennen kann (v. Mihalkovics 1885). Die Glomeruli der menschlichen Urniere wachsen bis zu einer Größe des Embryos von 22 mm Länge, bei Embryonen von 3 cm Länge setzt bereits die Rückbildung der Urnierenglomeruli ein (Nagel 1889).

Primäre Nephrostomalkanälchen kommen bei einigen Arten (Kaninchen, Hund) in rudimentärer Form zur Beobachtung. Bei Echidna aculeata kommen dagegen in der ausgebildeten Urniere gut entwickelte Trichter vor (Keibel 1904); ob es sich hierbei um primäre oder sekundäre Kanälchen handelt, ist nicht zu entscheiden.

Das Längenwachstum des Hauptkanälchens und der geringe zur Verfügung stehende Platz führt einmal zur Entstehung von Windungen des Hauptkanälchens und zweitens zu einem Vorspringen der ganzen Urniere in die Leibeshöhle, zur Ausbildung der Urnierenfalte. Die Lagerung der einzelnen Teile in dieser Falte ist so, daß 1) im medialen Teil die Glomeruli in einer oder in mehreren Reihen nebeneinander liegen, 2) an der lateralen Seite der Faltenbasis der primäre Harnleiter verläuft und 3) zwischen beiden die gewundenen Kanälchen sich einlagern. Die Bildung der Windungen erfolgt beim Menschen wieder schubweise und beginnt bereits in den kranialen Kanälchen, wenn noch keine kaudalen angelegt sind (His 1880). Zu Anfang der Ausbildung der Windungen lassen sich drei in dorso-ventraler Richtung

übereinander gelagerter Windungsabschnitte (Mensch, HIS 1880, H. MEYER 1890; Kaninchen, KÖLLIKER 1879; Schwein, MAC CALLUM

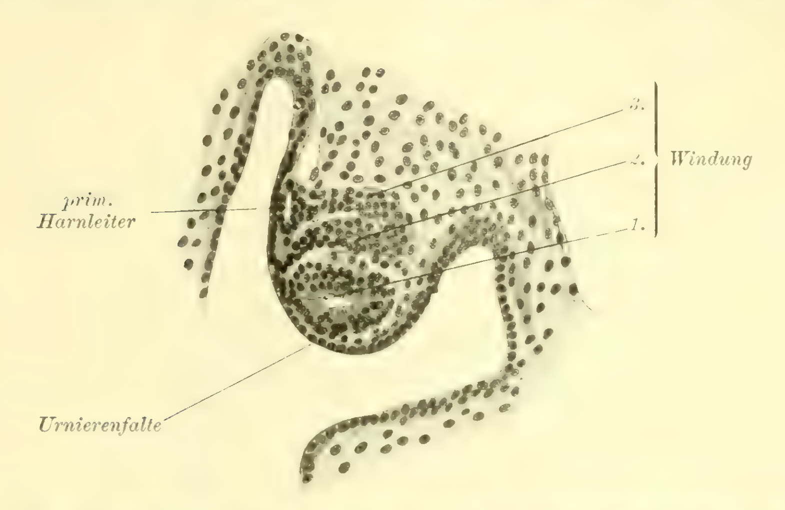


Fig. 191. Querschnitt der linken Urniere eines menschlichen Embryos von 8 mm N.-S.-Länge. Nach H. MEYER (1890). Vergr. 185:1. Das Urnierenkanälchen ist vollständig entwickelt und läuft in 3 Windungen zu dem primären Harnleiter, die Anlage der BOWMAN'schen Kapsel ist nicht in den Schnitt gefallen.

1902) unterscheiden. Von MALPIGHI'schen Körperchen ausgehend, gelangen wir (Fig. 190 u. 191) in einen Abschnitt, der quer zur lateralen Seite der Falte herüberläuft, hier umbiegt und wieder zur medialen Seite zurückkehrt, um hier abermals zu wenden und nunmehr entsprechend der Basis der Falte hinüber zum primären Harnleiter zu verlaufen. Die drei Abschnitte, welche anfangs in dorso-ventraler Richtung übereinander liegen (menschlicher Embryo 4,25 mm SS-Länge, H. MEYER 1890) werden später so gedreht, daß der ventrale Abschnitt zum medialen, der dorsale zum lateralen wird (menschlicher Embryo 8 mm NS-Länge, H. MEYER 1890). Später treten neben diesen drei Hauptkrümmungen Nebenkrümmungen auf, welche das Bild ohne Modell unentwirrbar machen (Fig. 192).

Sobald die Windungen der Kanälchen ausgebildet sind, hebt ein neuer Differenzierungsprozeß an, der in einer verschiedenen Ausbildung des Epithels in den einzelnen Abschnitten und in einer verschiedenen Erweiterung derselben besteht. Den Beginn dieser Differenzierungen macht (bei menschlichen und Schweine-Embryonen) die Erweiterung des mittleren Abschnittes, dann folgt die des ersten Abschnittes, während der dritte Abschnitt, welcher die Verbindung mit dem primären Harnleiter vermittelt, immer eng bleibt. Die beiden erweiterten Abschnitte bilden den Tubulus secretorius, der enge wird zum Tubulus collectivus. Diese Teilung in sekretorischen und ausführenden Abschnitt macht sich auch im Epithel bemerkbar. Die ersten Unterschiede bemerkt man bei 32—33 Tage alten Menschenembryonen von 11,5 mm NS-Länge (WEBER 1897), der Tubulus collectivus wird von einem kubischen Epithel ausgekleidet, welches einen stark färbbaren Kern besitzt, der Tubulus secretorius zeigt hohe zylindrische Zellen, deren Kerne sehr schwer färbbar sind und deren

Zellleib Cilien trägt (Janošik 1885, Nicolas 1888). Die Urnierenkanälchen des Meerschweinchens, deren Glomeruli schon nicht mehr die volle Höhe der Entwickelung erreichen, bleiben gleichfalls in der



Fig. 192. Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens eines menschlichen Embryos von 10,2 mm Länge. Aus Kollmann, Lehrb. der Entwickelungsgeschichte (1898), Vergr. 26:1. Neben den 3 Hauptwindungen sind zahlreiche Nebenwindungen entstanden. Aus der ersten Hauptwindung entwickelt sich ein kleines Divertikel.

Ausbildung gegenüber dem eben beschriebenen von Mensch und Schwein zurück. Selbst Embryonen vom 25. Tag nach dem letzten Wurf, bei denen schon im kranialen Abschnitt eine Rückbildung beginnt, zeigen noch keine Differenzierung in Tubuli secretorii und collectivi (Weber 1897). Auch die Urnierenkanälchen der Maus, denen, wie wir oben gesehen haben, ein Glomerulus überhaupt fehlt, zeigen wohl Weiten- und Epithelunterschiede, aber diese Unterschiede stimmen nicht mit denen von Mensch und Schwein überein: den Abschnitten, welche dem Tubulus secretorius entsprechen würden, fehlt überhaupt das charakteristische Nierenepithel (Weber 1897).

Nachgebildete Kanälchen.

Eine Anlage sekundärer Urnierenkanälchen ist, soweit die Beobachtungen reichen, einstweilen nur für Mensch (Nagel 1889) Schwein (Weber 1897, Mac Callum 1902) und Kaninchen (v. Mihalkovics 1885) anzunehmen: denn bei diesen nimmt die Zahl der Glomeruli und der Kanälchen während der Entwickelung zu. Nagel (1889) findet bei menschlichen Embryonen in der Zeit, wo die Kanälchen sich nachweisbar vermehren, keine Zeichen einer selbständigen

Entwickelung neuer Kanälchen und glaubt deswegen, daß die letzteren durch Sprossenbildung aus den vorhandenen entstehen. Die Annahme NAGEL's wird durch einen thatsächlichen Befund KOLLMANN's (1898) gestützt, welcher bei Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens eine blindsackförmige Ausstülpung aus der ersten Schlinge desselben nachweisen konnte (Fig. 192). Injektionsversuche ergaben (MAC CALLUM 1902) bei Schweineembryonen die Thatsache, daß manche Kanälchen sich verzweigten, und zwar einmal unmittelbar vor Mündung in den primären Harnleiter und zweitens unmittelbar vor Uebergang in das MALPIGHI'sche Körperchen, so daß häufig ein Kanälchen mit mehreren MALPIGHI'schen Körperchen in Verbindung stand. Diese Thatsachen lassen sich sowohl im Sinne einer Abspaltung, als einer Sprossenbildung verwerten.

Irgendwelche Anzeichen, daß für die nachgebildeten Kanälchen Urnierenureteren entwickelt werden, sind bei keinem Säugetiere nachzuweisen. Da die nachgebildeten Kanälchen in einer Reihe mit den primären liegen, fällt auch der Grund zur Entwickelung desselben weg.

Aus der Darstellung geht hervor, daß die Urnieren der Säugetiere eine ganz verschiedene Ausbildung erfahren. Die höchste Entwickelungsstufe erreicht die Urniere des Schweines, die niedrigste, überhaupt nicht die volle Ausbildung, die Urniere der Maus. Zwischen diesen beiden Extremen ordnen sich die Urnieren der übrigen untersuchten Säuger folgendermaßen ein: dem Schwein am nächsten kommt das Kaninchen, dann folgt Mensch, Maulwurf, Meerschweinchen. Dabei ist der Unterschied zwischen der Urniere des Meerschweinchens und der der Maus größer als zwischen den aufeinander folgenden Urnieren der übrigen aufgeführten Tiere der Reihe (WEBER 1897).

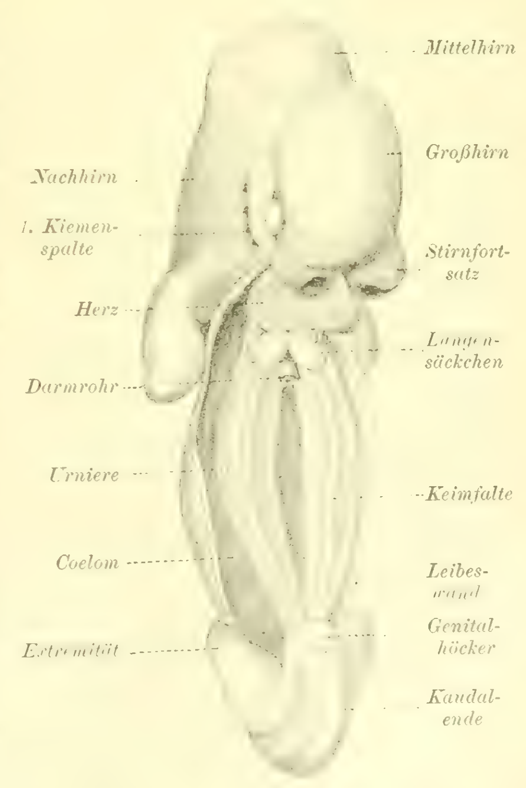


Fig. 193. Totalansicht der Urniere eines menschlichen Embryos. Die Leibeshöhle des Embryos ist eröffnet, der Darm und seine Drüsen sind entfernt, man sieht von vorn auf die beiden Urnierenfalten, welche sich von der Lungenanlage bis in das kleine Becken erstrecken. Aus KOLLMANN, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte (1898).

Bei dem menschlichen Embryo zeigen sich die voll entwickelten Urnieren jederseits als zwei weit in die Leibeshöhle vorspringende Wülste, die zwischen sich nur eine schmale Rinne lassen, in welcher

das dorsale Mesenterium des Darmes liegt (Fig. 193), sie reichen von der Lungenanlage bis zum kleinen Becken. Der primäre Harnleiter liegt stets auf der Außenseite der Urniere und wird auch hinter der Urniere in eine Peritonealfalte eingeschlossen, die kranialwärts ohne Grenze in die Urnierenfalte übergeht. Die Bildung des Genitalstranges aus den beiden Falten des primären Harnleiters wird bei der Entwickelung der Geschlechtsorgane zu besprechen sein.

Streng genommen, wäre an dieser Stelle die Frage zu erörtern, ob die Urniere funktioniert oder nicht, da aber diese Besprechung die Kenntnis der Nachnierenentwickelung zum Teil voraussetzt, verschiebe ich die Besprechung und werde sie in dem Abschnitt Urniere und Nachniere nachholen.

Rückbildung der Urniere.

Ueber die Rückbildung der Urniere gehen die Ansichten der einzelnen Autoren ziemlich weit auseinander. Sie soll einmal beginnen im kranialen Abschnitt und kaudalwärts vorschreiten und zweitens einsetzen im kaudalen Abschnitt und sich kranialwärts fortsetzen, so daß die mittleren Partieen der Urniere diejenigen wären, welche am längsten persistieren.

Die Rückbildung findet sich beim Männchen und Weibchen an sämtlichen Kanälchen der Urniere, geht aber in den kranialen und kaudalen Abschnitt der Urniere verschieden weit. Beim Männchen gehen Kanälchenteile des kranialen Urnierenabschnittes die Verbindung mit dem Hoden ein und werden zu Coni vasculosi, wir besprechen sie im Kapitel Urogenitalverbindung. Beim Weibchen bleiben gleichfalls Reste des kranialen Urnierenabschnittes erhalten, wir werden sie nachher als den Nebeneierstock besprechen. Diese Thatsachen ermöglichen es uns, auch bei der Säugetierurniere einen sexualen und einen sekretorischen Abschnitt zu unterscheiden.

Die ersten Zeichen der Rückbildung bestehen 1) im Auftreten von Bindegewebe in der Umgebung der Kanälchen, 2) in einer Veränderung des Epithels der Tubuli secretorii und 3) in einer Rückbildung der Glomeruli. Das Epithel verliert das für das sekretorische Nierenepithel charakteristische Aussehen, seine Elemente wandeln sich in gewöhnliche Zylinderzellen um, verharren in diesem Zustand eine Zeit lang (v. Mihalkovics 1885) und fallen dann einer fettigen Degeneration anheim, welche sowohl die Tubuli secretorii als die Tubuli collectivi zur Verödung und weiterhin zum Verschwinden bringt.

Die Glomeruli werden im kranialen Abschnitt, soweit er in die Bildung der Coni vasculosi eingeht, sofort zurückgebildet, im kaudalen Abschnitt bleiben sie auch, wenn die Degeneration in den Kanälchen schon weit fortgeschritten ist, sehr lange unverändert und gehen sehr häufig erst nach der vollständigen Atrophie der Kanälchen zu Grunde.

Zeit der Rückbildung.

Die Zeit der Rückbildung ist bei menschlichen Embryonen eine außerordentlich schwankende. Beauregard (1877), van Ackeren (1889) lassen die Rückbildung bei Embryonen von 20–21 mm beginnen und zwar nur im kranialen Abschnitt. Mac Callum (1902) findet bei einem Embryo von 20 mm SS- und 14 mm NS-Länge, ungefähr 11 Wochen alt, die hinteren Urnierenkanälchen im Beginn der

Degeneration, NAGEL (1889) findet bei einem weiblichen Embryo von 22 mm Länge noch kein Zeichen irgendwelcher Rückbildung. Die Rückbildung ist bei Embryonen der 15.—16. Woche vollendet (v. MIHALKOVICS 1885), würde sich also über ca. 8 Wochen des embryonalen Lebens erstrecken.

Beim Kaninchen beginnt die Rückbildung in Embryonen von 18—20 mm Länge (v. MIHALKOVICS 1885) am 18. Tage nach der Befruchtung (EGLI 1876), beim Schwein beginnt die Rückbildung in Embryonen von 100 mm Länge, bei Embryonen von 120 mm Länge sind in beiden Geschlechtern die Lichtungen sämtlicher Kanälchen, mit Ausnahme der beim Männchen zur Urogenitalverbindung bestimmten, verödet. Bei weiblichen Embryonen von 145 mm Länge fand MAC CALLUM (1902) auch den primären Harnleiter verödet. Bei dem Maulwurf beginnt die Rückbildung in Embryonen von 8,3 mm NS-Länge (WEBER 1897), bei dem Meerschweinchen setzt die Rückbildung am 25. Tage nach dem letzten Wurfe ein (WEBER 1897). Beim Hund beginnt die Rückbildung in Embryonen von 13,5 mm ungefähr in der 3. Woche, bei der Katze, Schaf und Ratte zeigen Embryonen von 15–16 mm Länge die ersten Rückbildungserscheinungen (SOULIÉ 1903).

Persistierende Reste der Urniere beim Männchen.

Von der Urniere bleiben beim Menschen, sowohl beim Mann als beim Weib, Reste zeitlebens erhalten. Im männlichen Geschlecht persistieren außer den Kanälchenabschnitten, die zu Coni vasculosi werden, 1) Reste des sekretorischen Teiles der Urniere und 2) einzelne Kanälchenabschnitte des sexualen Teiles. Reste des sekretorischen Teiles sind die Paradidymis (Corps innominé de Giraldès) und die sog. Vasa aberrentia, beide sind Reste von Kanälchen, die Paradidymis von solchen, welche ihre Verbindung mit dem primären Harnleiter verloren, die Vasa aberrentia von solchen, welche dieselbe erhalten haben. Die Paradidymis besteht nach HENLE (1873) aus einer kleinen Anzahl platter weißer, den Blutgefäßen des Samenstranges anliegender Körper, deren jeder einen Knäuel eines an beiden Enden blinden Röhrchens darstellt: jedes Röhrchen wird von einem fetthaltigen, flimmernden (CZERNY 1889) Epithel ausgekleidet und ist an seinen blinden Enden zu unregelmäßig gelappten Bläschen ausgeweitet. Die Vasa aberrentia bilden mit ihren blinden Enden kleine Knäuel, von einem Teil der Autoren werden sie als Kanälchen aufgefaßt, welche ursprünglich gleichfalls zur Umwandlung in Coni vasculosi bestimmt waren, aus unbekannter Ursache aber den Hoden nicht erreichten.

Die persistierenden Kanälchenabschnitte des sexualen Teiles können sich selbstverständlich nur am Kopf des Nebenhodens vorfinden. Sie haben mit der eigentlichen Urogenitalverbindung nichts zu thun und stellen Kanälchenabschnitte dar, welche bei Umwandlung der Urnierenkanälchen zu Coni vasculosi nicht zurückgebildet wurden, sie treten nach ROTH (1882) unter den verschiedensten Formen auf (Fig. 194): 1) als die sog. gestielten Hydatiden, welche nicht verwechselt werden dürfen mit der sog. ungestielten Hydatide von MORGAGNI, welche ein Rest des MÜLLER'schen Ganges darstellt, 2) als Seitenkanälchen der Coni vasculosi, welche an ihren Enden Trichter tragen, die in offener Kommunikation mit dem Hohlraum der Tunica

vaginalis propria, also einem Abkömmling des Cöloms stehen, und endlich 3) als ein Seitenkanälchen, welches mit der MORGAGNI'schen Hydatide in Verbindung steht (LUSCHKA 1854); ich bezeichne es als Tuboepididymis-Kanälchen.

1) Die gestielten Hydatiden stellen in der Regel mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen dar, deren Wand häufig von einem Flimmerepithel ausgekleidet wird. 2) Die Seitenkanälchen der Coni vasculosi mit Cölomtrichtern können nicht gut anderes als sekundäre Nephrostomalkanälchen sein; wie dieselben entstanden sind, darüber besitzen wir keine Beobachtung. 3) In dem Tuboepididymis-Kanälchen hätten wir eine Verbindung zwischen dem kranialen Ende der Urniere und dem Ostium abdominale tubae (repräsentiert durch die MORGAGNI'sche Hydatide), eine Verbindung, die man als Rest des kranialen Endes des primären Harnleiters deuten könnte.

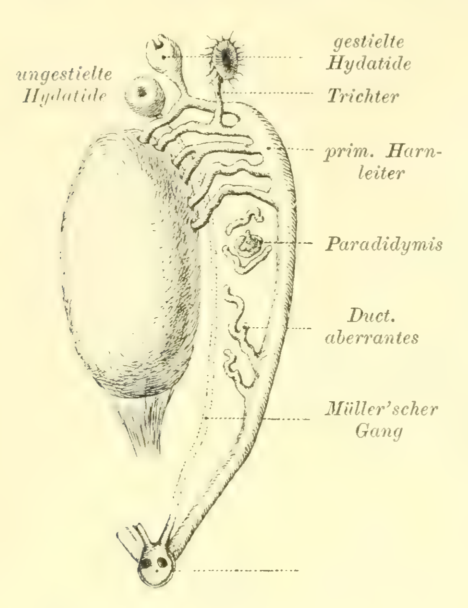


Fig. 194. Reste der Urniere bei einem männlichen Embryo. Aus KOLLMANN, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte (1898).

Persistierende Reste der Urniere beim Weibchen.

Beim Weibchen bleiben Reste des sexualen Teiles als Epoophoron (Neben-Eierstock), Reste des sekretorischen Teiles als Paroophoron und Reste des primären Harnleiters als GARTNER'scher Kanal erhalten.

Das Epoophoron entspricht der Epididymis des Mannes (ROSENMÜLLER 1802, MECKEL 1808, TIEDEMANN 1813, KOBELT 1847). Es stellt beim menschlichen Weibe ein Organ dar, welches im breiten Mutterband zwischen Eierstock und dem zur Tuba uterina gewordenen MÜLLER'schen Gange liegt (Fig. 195). Das Organ besteht aus einem Längskanal, einem Ueberrest des primären Harnleiters und aus 10—15 queren oder leicht gegen den Längskanal konvergierenden, etwas gewundenen Kanälchen; die Kanälchen sind anfangs von einem Flimmerepithel ausgekleidet (BECKER 1858), später stellen sie solide Stränge dar. Das Epoophoron wächst mit dem zunehmenden Alter des Individuums (TOURNEUX 1888, WICHSER 1899) und beginnt erst nach der Menopause zu atrophieren (TOURNEUX 1888). In seltenen Fällen findet sich beim Menschen vom Epoophoron ausgehend ein Kanälchen, welches zylindrisches Flimmerepithel besitzt und in den Endteil der Tube oder häufiger noch auf der Fimbria ovarica ausmündet, ich bezeichne es mit geringer Abänderung nach ROTH (1882) als Tuboepoophoron-Kanälchen. Ich gebe in Fig. 195 dieses Kanälchen nach einer Figur ROTH's wieder. Neben diesem Kanälchen kann ein zweites vorkommen, welches sich auch in die Leibeshöhle, aber nicht auf der Fimbria ovarica öffnet. Die Deutung dieses letzteren Kanäl-

chens ist unmöglich, es könnte sich bei ihm um ein persistierendes Vornierenkanälchen oder um ein Urnierenkanälchen handeln, dessen Nephrostomalkanälchen ausnahmsweise erhalten bleibt. Letztere Deutung hat insofern viel für sich, als an den Kanälchen des Epoophoron solche sekundäre Nephrostomalkanälchen mit Trichtermündungen beobachtet worden sind (ROKITANSKY 1851/59, ROTH 1882).

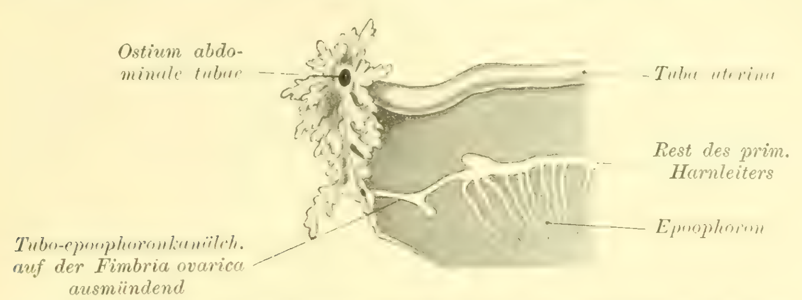


Fig. 195. Das Tubo-Epoophoron-Kanälchen eines 19-jährigen Mädchen. Nach ROTH (1882), natürliche Größe. Das Tubo-Epoophoronkanälchen geht von dem Epoophoron aus und mündet auf der Fimbria ovarica.

Das Paroophoron (der Name Parovarium ist nicht synonym mit Paroophoron, sondern bezeichnet die Ueberreste der Gesamturniere, KOBELT 1847, HIS 1868) entspricht der Paradidymis des Männchens. es ist bei dem menschlichen Embryo längere Zeit als ein gelblicher Körper zu erkennen, der medianwärts vom Nebeneierstock im breiten Mutterbande gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Kanälchen zusammengesetzt ist, welche sich zum Teil in Rückbildung befinden (WALDEYER 1870). Beim Erwachsenen sind auf das Paroophoron einzelne Kanäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in den breiten Mutterbändern oft dicht an der Gebärmutter aufgefunden werden (v. FRANQUÉ 1898).

Die GARTNER'schen Kanäle sollen nach LANGENBACHER (1882) zuerst von MALPIGHI gesehen, von GARTNER (1822) und JAKOBSON (1830) bei Schwein und Wiederkäuern beschrieben und von RATHKE, COSTE, FOLLIN und KOBELT (1847) bestätigt worden sein, später wurden sie auch bei Nagern gefunden (ARLOING 1868), ebenso bei älteren menschlichen Embryonen (BEIGEL 1878, KÖLLIKER 1879, GEIGEL 1883, KÖLLIKER 1883) und bei Kindern (HENGGE 1900). Sie stellen mehr oder minder große persistierende Abschnitte des primären Harnleiters dar, welche, vom Epoophoron ausgehend, entlang der Tuba, dem Uterus und der Vagina bis zum Hymen verfolgt werden können. Beim menschlichen weiblichen Embryo von $3^1/_2$ Monaten sind die primären Harnleiter in ganzer Ausdehnung erhalten (KÖLLIKER 1879), bei einem 4-monatlichen weiblichen Embryo fand GEIGEL (1883) den primären Harnleiter bereits bis auf die neben der Scheide verlaufenden Abschnitte zurückgebildet, bei 2-monatlichen Embryonen fanden sich keine Reste mehr (GEIGEL 1883). Dagegen fand BEIGEL (1878) in fünf fast reifen Früchten bei vollkommen ausgebildeten Uterus und Adnexen regelmäßig Reste des primären Harnleiters vom Paroophoron bis zum Cervix uteri, ja selbst bis in die Scheide hinein; KÖLLIKER (1879) hat die Präparate BEIGEL's gesehen und an ihnen dessen Befunde bestätigt. HENGGE (1900) fand sogar bei einem

$4^1/_2$ Monate alten Mädchen die primären Harnleiter von Paroophoron bis zum Hymen als ununterbrochenen Gang erhalten. Wir müssen aus diesen Thatsachen entnehmen, daß eine große Variabilität in der Zeit und in der Ausdehnung der Rückbildung des primären Harnleiters herrscht.

Im Bereiche der Portio vaginalis und der Scheide kann der persistierende Harnleiter zahlreiche wurzelähnliche Verzweigungen und Ausläufer bilden (Hengge 1900).

Beim Kaninchen beginnt die Rückbildung des primären Harnleiters bei 5 cm langen Embryonen und zwar in der Mitte und schreitet von da rasch in kranialer und kaudaler Richtung vor und führt zum vollständigen Schwund des primären Harnleiters (Langenbacher 1882).

Entwickelung der Nachniere.

26. Allgemeines.

Die fertig angelegte Nachniere der Amnioten besteht aus einem Ausführungsgang, dem Nachnierenureter und der Nachnierendrüse oder Niere schlechthin. Der Nachnierenureter verläuft von seiner Ausmündung in den Sinus urogenitalis resp. in die Harnblase zunächst als ein mehr oder weniger langes ungeteiltes Rohr bis zum Hilus der Niere, hier angelangt, spaltet er sich gewöhnlich in 2, seltener in 3 oder 4 Aeste, die primären Sammelrohre, jedes derselben läuft von seinem Ursprung eine kurze Strecke weit ungeteilt gegen die Peripherie der Niere und giebt dann abermals zwei und mehr Aesten, den sekundären Sammelrohren, Ursprung, welche wieder tertiäre Sammelrohre, gewöhnlich zwei, entwickeln u. s. w. Der Teilungsprozeß schreitet auf diese Weise allmählich gegen die Peripherie der Niere fort und zwar bei den einzelnen Amniotenklassen verschieden weit und erzeugt so schließlich eine unzählbare Menge terminaler Sammelröhren, d. h. solcher Sammelrohre, welche keine Teilung mehr eingehen: das Charakteristikum sämtlicher Sammelrohre ist ihr auffallend gerader Verlauf, der ihnen auch die Bezeichnung gerade Kanälchen verschafft hat. In jedes einzelne terminale Sammelrohr mündet eine Reihe von Harnkanälchen ein, welche an ihren der Mündungsstelle entgegengesetzten blinden Enden je ein Malpighisches Körperchen tragen; die Harnkanälchen unterscheiden sich von den Sammelrohren durch ihren histologischen Aufbau und durch ihren stark gewundenen, quer zur Achse der Sammelrohre gerichteten Verlauf, welcher ihnen auch den Namen gewundene Querkanälchen verschafft hat. Die exkretorische Thätigkeit ist an die gewundenen Kanälchen geknüpft, die geraden Kanälchen bethätigen sich nur als Ableitungsröhren. Man hat deshalb in der Nachniere streng auseinander zu halten 1) ein System von gerade verlaufenden Ausführungsgängen und 2) ein System gewundener Drüsenkanälchen.

In dieser typischen Form wird die Nachniere nur bei den Amnioten gefunden, sie stellt bei ihnen das bleibende Harnorgan dar und repräsentiert gleichzeitig die höchste Entwickelungsstufe, welche das Exkretionssystem im Wirbeltierreich überhaupt erreicht. Ueber die Nachniere der Gymnophionen siehe unter Urniere dieser (S. 270).

Die Entwickelung der Nachniere ist bis in die jüngste Zeit Gegenstand eines lebhaften Streites gewesen, welcher die Forscher in 2 Lager gespalten hat, die Verteidiger der kontinuierlichen und die Vorkämpfer der diskontinuierlichen Anlage. Die frühesten Forscher BURDACH (1828), MÜLLER (1830), RATHKE (1833), BURNETT (1854), REMAK (1855), KÖLLIKER (1861) stehen im Lager der kontinuierlichen Entwickelung, sie lassen die Harnkanälchen durch Sprossenbildung von den letzten Ureterzweigen entstehen: die Nachniere ist also nach ihnen ein einheitlich angelegtes Organ, ihre sämtlichen epithelialen Bestandteile, gerade und gewundene Kanälchen, bis zur BOWMAN'schen Kapsel sind in letzter Instanz durch Ausstülpungen aus dem Nachnierenureter entstanden. Der Begründer der diskontinuierlichen Entwickelung ist KUPFFER (1865), er läßt die Niere sich aus zwei völlig voneinander unabhängigen Anlagen zusammensetzen, das System der geraden Kanälchen, Nachnierenureter bis zum terminalen Sammelrohr, geht aus dem primären Harnleiter durch Ausstülpung hervor, das System der gewundenen Kanälchen, Verbindungsstück bis MALPIGHI'sches Körperchen, differenziert sich aus einem eigenen Blastem, dem Nierenblastem, heraus. Der REMAK-KÖLLIKER'schen Auffassung schlossen sich in der Folge an: COLBERG (1863), GEGENBAUR (1870), WALDEYER (1870), LEYDIG (1872), TOLDT (1874), PYE (1875), FREY (1876), LÖWE (1879), KÖLLIKER (1879), RIBBERT (1880), HORTOLÈS (1881), KALLAY (1885), JANOSIK (1885), NAGEL (1889), GOLGI (1889), MINOT (1894), HAYCRAFT (1895), SCHULTZE (1897), VON EBNER (1899), GERHARDT (1901) und HANSEMANN (1901). Auch RIEDE (1887) ist hier mitzuzählen, weil er zwar ein selbständiges Nierenblastem anerkennt, dasselbe aber aus ausgewanderten Zellen des blinden Ureterendes entstehen läßt, ebenso muß SEDGWICK (1880, 1881) hier erwähnt werden, weil er das Nierenblastem zwar selbständig zur Entwickelung gelangen, aber auch einen Zuschuß aus ausgewanderten Zellen des Nachnierenureters empfangen läßt. Die KUPFFER'sche Darstellung bestätigen: SCHWEIGER-SEIDEL (1865), BORNHAUPT (1867), THAYSSEN (1873), RIEDEL (1874), SCHENK (1874), BALFOUR (1876), FORSTER und BALFOUR (1876), BRAUN (1878), FÜRBRINGER (1878), BALFOUR (1881), EMERY (1883), HOFFMANN (1889), WIEDERSHEIM (1890), GEGENBAUR (1896), WEBER (1897), CHIEVITZ (1897), RIBBERT (1900), HERRING (1900), VAERST und GUILLEBEAU (1901), SCHREINER (1902), HAUCH (1903), E. MEYER (1903), KEIBEL (1904), STOERK (1904). Zwischen beiden Ansichten steht vermittelnd GREGORY (1900), nach ihr entstehen bei Schildkröten die kaudalen Nachnierenkanälchen selbständig aus dem Nierenblastem, die kranialen dagegen scheinen (!) sich durch Sprossung aus dem Nachnierenureter zu entwickeln.

Trotzdem der Streit, wie die eben gegebene Zusammenstellung zeigt, noch in der allerjüngsten Zeit geführt wurde, müssen wir ihn als zu Gunsten der KUPFFER'schen Darstellung endgültig entschieden ansehen; einmal sind es neue entwickelungsgeschichtliche Thatsachen und zweitens Beobachtungen an pathologischen Objekten, welche diese Behauptung rechtfertigen. Auf dem entwickelungsgeschichtlichen Gebiet sind es vornämlich 3 Arbeiten, welche der KUPFFER'schen Ansicht zum Siege verhalfen, die Arbeiten von SEDGWICK (1880), SCHREINER (1902) und BRAUER (1902), ich werde in der speziellen Darstellung Gelegenheit haben, eingehend auf ihr Ergebnis einzugehen. Hier sei nur kurz betont: 1) daß sie den direkten Nachweis des diskontinuier-

lichen Typus bei sämtlichen Amnioten führen [SEDGWICK (1880), SCHREINER (1902)], 2) daß sie in der bisher unbestrittenen diskontinuierlichen Entwickelung der nachgebildeten Urnierenkanälchen und ihrer Urnierenureteren bei Gymnophionen und Vögeln [BRAUER (1902), SCHREINER (1902)] die gleichen Entwickelungsvorgänge wie bei der Entwickelung der Nachniere nachweisen. Auf pathologischem Gebiet sind es die Arbeiten über die Entstehung der Cystenniere, ferner Untersuchungen über Nierenmißbildungen und endlich experimentelle Ergebnisse der künstlich hergestellten Nierenhypertrophie. Schon HILDEBRAND (1894) hat angedeutet, daß in der ausbleibenden Vereinigung der beiden Kanalbestandteile, der gewundenen und der geraden, die Ursache der Cystenbildung zu suchen sei, ihm schließt sich in einer unter RIBBERT ausgearbeiteten Zürcher Dissertation J. SPRINGER (1897) an, ohne allerdings ausreichende Beweise beizubringen. Erst RIBBERT (1900) selbst und ERICH MEYER (1903) konnten Frühstadien der Cystenniere untersuchen und übereinstimmend finden, daß die Ursache für die sich bildende Cystenniere in einer Nichtvereinigung der getrennt angelegten MALPIGHI'schen Körperchen und der Sammelröhre besteht, einer Nichtvereinigung, welche die Ausbildung der Tubuli contorti gehemmt hat. Wir werden in der speziellen Darstellung sehen, daß aus der ersten Anlage des Harnkanälchen sich nur das MALPIGHI'sche Körperchen entwickelt, das eigentliche Kanälchen mit allen seinen Unterabteilungen geht aus der Verbindung zwischen erster Anlage und Sammelrohr hervor. Diese Nichtvereinigung läßt sich wohl nicht anders erklären als durch Annahme einer getrennten Anlage beider Bestandteile; die Ursache der Nichtvereinigung sucht RIBBERT in einer entzündlichen Bindegewebsneubildung.

Als eine Nierenmißbildung infolge Entwickelungshemmung ist der von ERICH MEYER (1903) veröffentlichte Sektionsbefund eines 9 Wochen alten Mädchens aufzufassen. Die Niere zeigt sich in diesem Falle übersäet mit zahllosen Flecken, die unregelmäßig zerstreut durch die ganze Niere im Parenchym sowohl als an der oberen Fläche liegen. Die mikroskopische Untersuchung ergiebt, daß die Niere streckenweise normalen Bau zeigt, dazwischen aber an den Flecken ein Gewebe aufweist, das einerseits gut entwickelte MALPIGHI'sche Körperchen, andererseits blind endigende Sammelröhren besitzt, das Bindeglied zwischen beiden, die Tubuli contorti fehlen vollständig. Auch dieser Fall läßt sich wohl kaum anders erklären, als daß man eine Entwickelungshemmung annimmt, welche die beiden aus getrennten Mutterböden sich anlegenden Teile, MALPIGHI'sche Körperchen einerseits und Sammelröhren andererseits, nicht zur Vereinigung gelangen läßt. Man ist zu dieser Schlußfolgerung erst recht berechtigt, wenn man bei der sog. weißen Fleckenniere des Kalbes dieselben Flecken findet und ihre allmähliche Umwandlung in normales Nierengewebe annehmen muß. VAERST und GUILLEBEAU (1901) finden die Fleckenniere bei 4 Proz. aller im Alter von 2 Monaten geschlachteten Mastkälber, und zwar zeigen die best genährten Tiere den Befund am häufigsten, die Flecken verschwinden erfahrungsgemäß spurlos noch in der Jugend, denn bei älteren Kälbern und ausgewachsenen Rindern findet man weder Tumoren, als deren Vorläufer die Flecken angesehen werden könnten, noch Narben, die auf eine Zerstörung derselben schließen lassen, noch irgend eine andere Andeutung, welche das einstige Vorkommen des weißen Gewebes verraten würde. Die

mikroskopische Untersuchung dieser Flecken ergab, daß sich in ihnen alle Stadien der isolierten Harnkanälchenbildung von der Anlage der BOWMAN'schen Kapsel bis zur HENLE'schen Schleife vorfinden. Eine direkte Verbindung der neu entwickelten Harnkanälchen mit den Sammelröhren (VAERST und GUILLEBEAU nehmen sogar eine Neubildung von Sammelröhren aus diesen Anlagen an) wurde nicht beobachtet, doch ist das oben erwähnte spurlose Verschwinden der Flecken bei älteren Tieren und die Thatsache, daß sich aus diesem Blastem allmählich Harnkanälchen entwickeln, wohl nicht anders zu erklären, als daß hier bei einer bestimmten Prozentzahl von Tieren noch nach der Geburt ein erheblicher Nachschub von Harnkanälchen eintritt.

Viel weniger günstig für die Entscheidung unserer Frage liegen die Verhältnisse auf einem Gebiet, von dem man a priori eine Lösung erwarten sollte, ich meine das Gebiet der Hypertrophie der Niere. Die meisten Untersucher hypertrophischer Nieren, sei es nun, daß sie die Hypertrophie nach Erkrankung oder nach Exstirpation der anderen Niere untersuchten, sprechen nur von einer Zunahme der vorhandenen Elemente, nie von einer Neubildung (ROSENSTEIN, PERL, KÖSTER, GUDDEN, GRAVITZ und ISRAEL, LEICHTENSTERN, RIBBERT, MAUCHLE). Dagegen wollen LORENZ und TUFFIER (1889) eine Vermehrung der Glomeruli beobachtet haben, ebenso stellt LÖWE (1879) es als denkbar hin, daß auch in der erwachsenen Niere unter günstigen Umständen (Hypertrophie der einen Niere, bei Schwund der anderen) neue MALPIGHI'sche Körperchen aus persistierenden Resten des Nierenblastems entstehen können. Nur zwei italienische Forscher, TIZZONI und PISENTI, deren Untersuchungsergebnisse von EMERY (1883, p. 90) zitiert sind, finden bei einer kompensatorischen Hypertrophie der einen Niere, daß neue Harnkanälchen gebildet werden und zwar nicht von den vorhandenen, sondern von einem zwischen den alten Harnkanälchen gelegenen Gewebe, welches sie als Ueberbleibsel des Nierenblastems auffassen. EMERY, dessen Urteil hier schwer ins Gewicht fällt, hat die zahlreichen Präparate der beiden Forscher kontrolliert und bestätigt, daß sie die behauptete Neubildung zur Evidenz zeigen.

Wenn der thatsächliche Nachweis einer diskontinuierlichen Bildung geliefert ist, wenn ferner völlig übereinstimmende Verhältnisse bei der Zusammensetzung der Urniere nachgewiesen sind, und endlich, wenn sich zahlreiche pathologische Befunde nur durch eine diskontinuierliche Entwickelung befriedigend erklären lassen, dürfen wir wohl die diskontinuierliche Entwickelung als sicher begründet hinstellen.

Die Nachniere der Amnioten entsteht aus doppelter Quelle 1) aus der Anlage des Sammelrohrsystems (gerade verlaufende Kanälchen), durch Ausstülpung aus dem primären Harnleiter und 2) aus der vom Ureter völlig unabhängigen Anlage der secernierenden Kanälchen (gewundene Kanälchen) aus einem eigenen Blastem, dem metanephrogenen Blastem.

Die Feststellung der diskontinuierlichen Entwickelung wirft sofort die weitere Frage nach der Herkunft des Mutterbodens der gewundenen Kanälchen auf. Sie ist verschieden beantwortet worden. BRAUN (1878) läßt das Nierenblastem bei Reptilien sich im Anschluß an die Urniere

aus unregelmäßigen Sprossen des Peritonealepithels entwickeln, die zunächst voneinander getrennten Sprossen verschmelzen später zu einem kontinuierlichen Strang, der in der Literatur als Braun'scher Zellstrang geht; der Braun'schen Auffassung schloß sich Fürbringer (1878) an. Nach Wiedersheim (1890) und Ribbert (1900) entsteht das Nierenblastem durch Sprossenbildung von den am weitesten kaudal gelegenen Urnierenkanälchen aus. Sedgwick (1880, 1881) leitet bereits das Urnierenblastem von den Ursegmentstielen ab, ebenso giebt Hoffmann (1889) an, daß das Blastem wahrscheinlich von dem ventralen Teile der Ursegmente abstammt; durch Schreiner (1902) kommt endlich, wenigstens für die Vögel, die definitive Entscheidung. Der Mutterboden für die gewundenen Kanälchen ist das kaudale Ende des nephrogenen Gewebsstranges, dieses kaudale Ende löst sich vom übrigen Strange ab und wird zu einem selbständigen Gebilde. Wir trennen deshalb den nephrogenen Gewebsstrang in 2 Abschnitte, in den vorderen langen, den mesonephrogenen und den kaudalen kurzen, den metanephrogenen Gewebsstrang. Das metanephrogene Gewebe ist also ein Teil des nephrogenen Gewebsstranges und damit in letzter Instanz ein Abkömmling der Ursegmentstiele.

Die nachfolgende Darstellung gliedert sich von selbst für alle Amniotenklassen in folgende 4 Abschnitte: 1) Die Entwickelung des metanephrogenen Gewebes, 2) die Entwickelung des ausführenden Kanalsystems und sein Einfluß auf das metanephrogene Gewebe, 3) die Entwickelung der Harnkanälchen und ihre Verbindung mit dem Ausführungssystem und 4) die Weiterentwickelung der Niere.

27. Nachniere der Reptilien.

Entwickelung des metanephrogenen Gewebes.

Ich benutze in der nachfolgenden Beschreibung die Untersuchungsergebnisse Schreiner's (1902). Wir hatten die Entwickelung des nephrogenen Gewebsstranges bereits im Kapitel Urniere p. 275 besprochen. Ich wiederhole hier nur die Thatsache, daß der nephrogene Gewebsstrang sich bis in das 33. Segment erstreckt, daß sich die am weitesten kaudal gelegenen Urnierenkanälchen bereits im 31. Segment vorfanden und daß endlich der Strang bis an sein Ende ein ununterbrochenes Ganze darstellt. Nur das letzte Stück des nephrogenen Gewebsstranges im 32. und 33. Segment, welches keine Urnierenkanälchen bildet, erfordert an dieser Stelle unsere Aufmerksamkeit.

Da der nephrogene Gewebsstrang durch das Zusammenfließen der Ursegmentstiele gebildet wird, muß er an der medialen und dorsalen Seite des primären Harnleiters liegen. In der That treffen wir ihn dort bei Embryonen von Lacerta agilis mit 48 Ursegmentpaaren, deren Urniere noch nicht ihre volle Längsentwickelung erreicht hat, als kontinuierlichen Strang vom 30. bis zum 33. Ursegment. Er zeichnet sich, wie das Fig. 196 zeigt, durch stärkere Färbung des Protoplasmas und durch Zentrierung eines Teiles seiner Zellen auf den seiner lateralen Seite unmittelbar anliegenden primären Harnleiter aus, medial und dorsal geht er allmählich in das Mesenchymgewebe der Nachbarschaft über. Bei einem Embryo von 1,6 cm Länge ist der nephrogene Gewebsstrang bis zum 31. Segment

zur Bildung der Urniere aufgebraucht worden, das nephrogene Gewebe des 32. und 33. Segmentes, welches in Embryonen mit 48 Ursegmentpaaren dem primären Harnleiter unmittelbar anlag, ist an

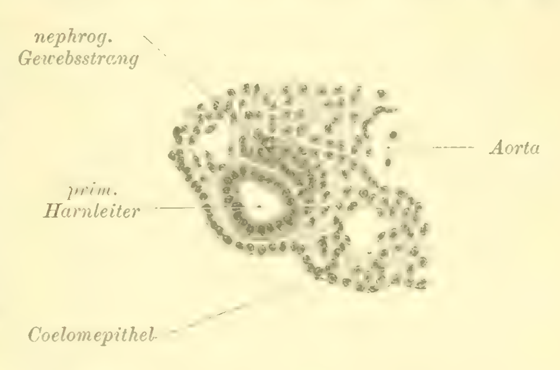


Fig. 196. Querschnitt eines Embryos von Lacerta agilis mit 48 Ursegmentpaaren durch die Mitte des 31. Segmentes. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195 : 1. An der dorsomedialen Seite des primären Harnleiters liegt der quergetroffene nephrogene Gewebsstrang, dessen laterale Zellen eine Zentrierung auf die Lichtung des Harnleiters erkennen lassen, dessen medialen Zellen allmählich in das Mesenchym der Umgebung übergehen.

dieser Stelle verschwunden: dafür finden wir ein nephrogenes Gewebe, welches die dorsomediale Seite des im 33. Segment in Entwickelung begriffenen Nachnierenureters umfaßt und zu diesem in dem gleichen Verhältnis wie vorher zum primären Harnleiter steht (Fig. 197). Bei

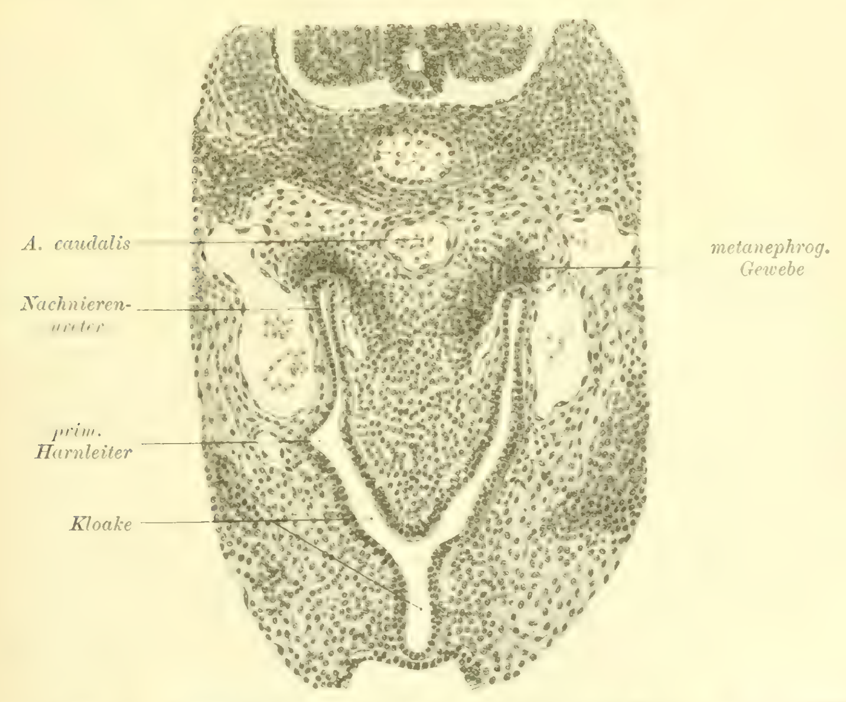


Fig. 197. Querschnitt durch das 33. Segment eines Embryos von Lacerta agilis, 1,6 cm lang, die Lage des Schnittes ist in der Fig. 198 angegeben. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 128 : 1. Der Schnitt geht durch die Einmündungsstelle des primären Harnleiters in die Kloake und durch den rein dorsal auswachsenden Nachnierenureter (sekundärer Harnleiter); dem blinden Ende desselben liegt dorsal und medial das metanephrogene Gewebe an.

Vögeln ist durch die Untersuchung Schreiner's nachgewiesen worden, daß das nephrogene Gewebe, welches dem Nachnierenureter anliegt, ein Abkömmling des nephrogenen Gewebsstranges ist, es wird von ihm abgelöst und durch den auswachsenden Nachnierenureter verlagert. Die einzelnen Etappen des Abtrennungsprozesses sind bei Reptilien zur Stunde noch nicht beschrieben; da bei Vögeln der Trennungsprozeß in allen seinen Einzelheiten verfolgt und sicher gestellt ist, darf die Annahme gemacht werden, daß auch bei Lacerta agilis zwischen Embryonen von 48 Ursegmentpaaren und Embryonen von 1,6 cm Länge ein ähnlicher Vorgang Platz greift. Ich nehme deshalb mit Schreiner (1902) an, daß das nephrogene Gewebe im 32. Segment, also hinter dem kaudalen Urnierenpol, zu Grunde geht und daß nur das nephrogene Gewebe im 33. Segment erhalten bleibt und durch den auswachsenden Nachnierenureter verlagert wird. Wir hätten demnach den nephrogenen Gewebsstrang der Reptilien in drei ungleiche Abschnitte zu teilen, in einen kranialen, bis zum 31. Segment reichenden, welcher das Blastem (mesonephrogenes Gewebe) für die Urniere liefert, einen mittleren Abschnitt im 32. Segment, welcher zu Grunde geht und endlich einen kaudalen Abschnitt im 33. Segment, welcher das Blastem (metanephrogenes Gewebe) für die gewundenen Kanälchen der Nachniere erzeugt.

In dieses metanephrogene Gewebe wächst jetzt der aus dem primären Harnleiter sich ausstülpende sekundäre Harnleiter hinein, treibt es zuerst in dorsaler Richtung und dann durch die Entwickelung seines auf- und absteigenden Astes in kranialer und kaudaler Richtung vor sich her. Keines der vorhandenen Bilder über die Nachnierenentwickelung von Lacerta widerspricht diesem konstruierten Bildungsmodus.

Entwickelung des Nachnierenureters und sein Einfluß auf das metanephrogene Gewebe.

Der Nachnierenureter (sekundärer Harnleiter) entsteht als eine Ausstülpung der dorsomedialen Wand des primären Harnleiters, da, wo derselbe aus seiner kraniokaudalen Richtung rechtwinkelig umbiegt, um in die Kloake zu münden (Fig. 197 und 198); die Abgangsstelle liegt in der Höhe des 33. Segmentes. Die Zeit seines Auftretens wird für die einzelnen Ordnungen und Arten verschieden angegeben, bei Lacerta agilis erscheint er am 8. Tage nach der Eiablage (Braun 1878), bevor der Embryo eine Länge von 1,6 cm (Schreiner 1902) erreicht hat, bei Crocodilus biporcatus besaß ein Embryo von 10 mm noch keine Spur einer sekundärer Harnleiteranlage, bei einem Embryo von 12 mm Länge dagegen war der Ureter bereits bis in das Niveau der hinteren Extremitätenanlage empor gewachsen (Wiedersheim 1890), bei Tropidonotus natrix erscheint seine erste Anlage am 12. Tage nach der Eiablage bei Embryonen, welche vom Scheitel bis zur Kloakenspalte 47—50 mm maßen (Braun 1878), endlich zeigte ein Embryo von Chelone midas von 13 mm Länge schon eine Ureteranlage von ziemlicher Ausdehnung (Wiedersheim 1890).

Die sekundäre Harnleiteranlage wächst zuerst, wie das Fig. 198 zeigt, dorsalwärts gegen die Wirbelsäule und teilt sich dann — wenigstens bei Lacertiliern und Ophidiern — in einen aufsteigenden und absteigenden Ast. Ich bezeichne nur das dorsalwärts wachsende

Stück als Ureter, den kranialen und kaudalen Schenkel als kraniales und kaudales Nierenbecken. Das metanephrogene Gewebe — in Fig. 198 durch eine punktierte Linie abgegrenzt — liegt sowohl dem kranialen als dem kaudalen Nierenbecken an, es geht in seiner Längenentwickelung, welche durch Vermehrung seiner eigenen Elemente erfolgt, immer der Längenentwickelung der beiden Nierenbecken voraus.

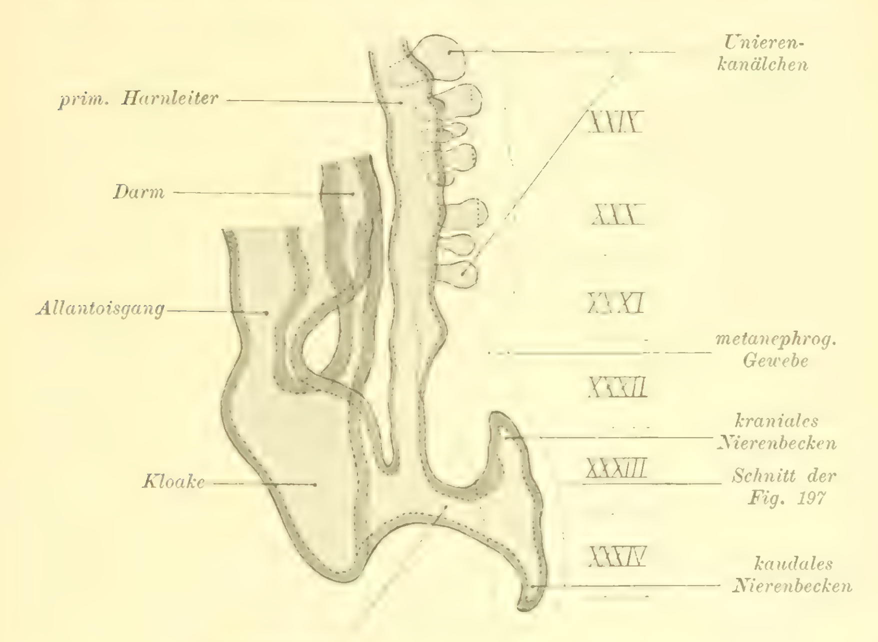


Fig. 198. Profilkonstruktion des kaudalen Urnierenendes, des primären Harnleiters, des Nachnierenureters und der Kloake von einem Lacerta agilis-Embryo, 1,6 cm lang. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 75 : 1. Das letzte Urnierenkanälchen liegt entsprechend der oberen Hälfte des 31. Segmentes. In der Höhe des 33. Segmentes geht von der Umbiegungsstelle des primären Harnleiters der Nachnierenureter ab, er verläuft zunächst dorsal und teilt sich dann in eine aufwärts und abwärts ziehende Ausbuchtung, das kraniale und das kaudale Nierenbecken. Die Ausbreitung des metanephrogenen Gewebes ist in der Figur durch eine punktierte Linie angegeben. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, deren Grenzen auf der rechten Seite durch punktierte Linien dargestellt sind.

Es zerfällt weiterhin in eine dichter gefügte Innenschicht (Innenzone), welche den beiden Nierenbecken an ihrer medialen und dorsalen Seite innig anliegt, und eine äußere, locker gefügte Schicht (Außenzone), welche aus dem Mesenchym der Umgebung durch das Einwachsen des metanephrogenen Gewebes entsteht; die Außenzone geht im Längenwachstum immer der Innenzone voraus. Sobald die beiden Nierenbecken kranial- und kaudalwärts in die Länge gewachsen sind, beginnen sie Seitenzweige (die primären Sammelröhren) zu treiben, welche sich ihrerseits wieder in sekundäre Sammelröhren teilen können (Fig. 199). Jede Sammelröhre wächst dorsalwärts aus und verschiebt dadurch abermals das metanephrogene Gewebe gegen die Wirbelsäule zu, wie das ein Vergleich der Figg. 197 und 200 zeigt.

Gleichzeitig beginnt sich das metanephrogene Gewebe durch Vermehrung der eigenen Elemente auszubreiten, so daß es sich wie eine

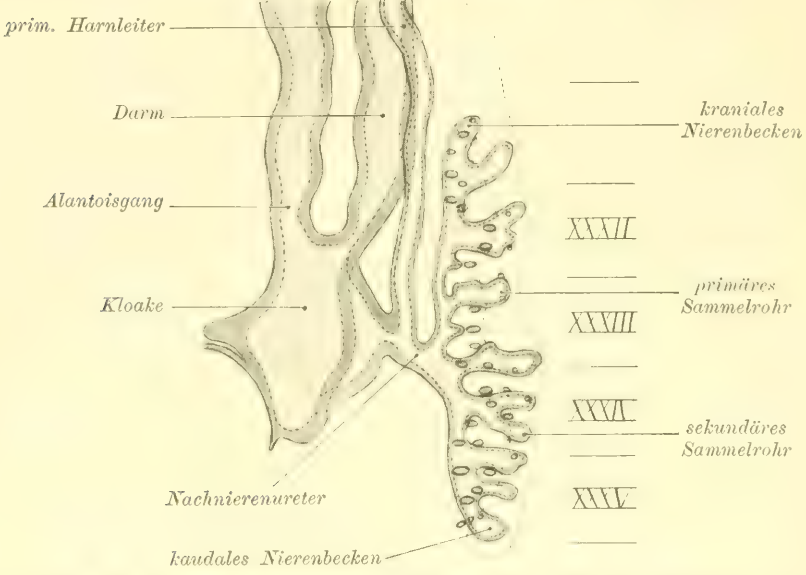


Fig. 199. Profilkonstruktion des primären Harnleiters, der Nachniere und der Kloake eines 2 cm langen Embryos von Lacerta agilis. Nach Schreiner (1902). Vergr. 75 : 1. Kraniales und kaudales Nierenbecken haben sich bedeutend verlängert und dorsalwärts gerichtete Seitenzweige entwickelt (die primären Sammelröhren), die primären Sammelröhren ihrerseits lassen bereits sekundäre Sammelröhren aussprossen. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, deren Grenzen durch kurze Linien auf der rechten Seite angegeben sind.

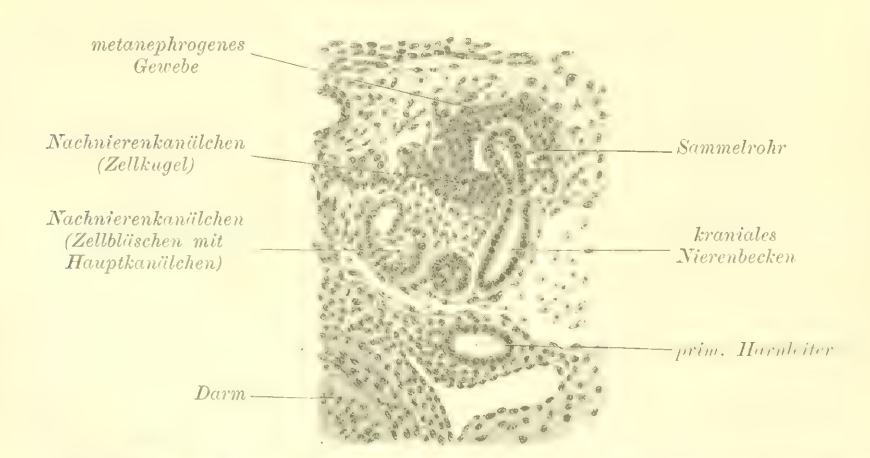


Fig. 200. Aus einem Querschnitt durch das kraniale Nierenbecken eines 2 cm langen Embryos von Lacerta agilis. Nach Schreiner (1902). Vergr. 195 : 1. Der Schnitt geht durch ein von dem kranialen Nierenbecken abgehendes primäres Sammelrohr. Um dasselbe herum, hauptsächlich an seiner medialen und dorsalen Seite, liegt das metanephrogene Gewebe, das durch das auswachsende primäre Sammelrohr dorsalwärts verlagert ist. Aus dem metanephrogenen Gewebe beginnt sich auf der linken Seite ein Nachnierenkanälchen zu differenzieren.

weit übergreifende Kappe über das blinde Ende des Sammelrohres stülpt; seine Hauptausbreitung bleibt aber immer an der medialen Seite desselben (Fig. 200). Die Sammelröhren treten bei Embryonen von Lacerta agilis von 2 cm Länge (SCHREINER 1902), bei Embryonen von Tropidonotus natrix von 53 mm Länge am 15. Tage nach der Eiablage (BRAUN 1878) auf.

Ein eigentümliches Verhalten des Ureters und seiner Seitenzweige zeigen die Nieren junger und ausgewachsener Krokodile, welches einen besonderen, leider nicht bekannten Entwickelungsmodus voraussetzt. SZAKALL (1899) sah den Ureter eines jungen Alligator missisipiensis am distalen Ende der langgestreckten Niere ungefähr in deren Mitte eintreten. Im hinteren Drittel der Niere zeigte er nichts Besonderes, er verlief in der Mitte des Organes und nahm aus der dorsalen wie aus der ventralen Hälfte gleichmäßig Harnkanälchen

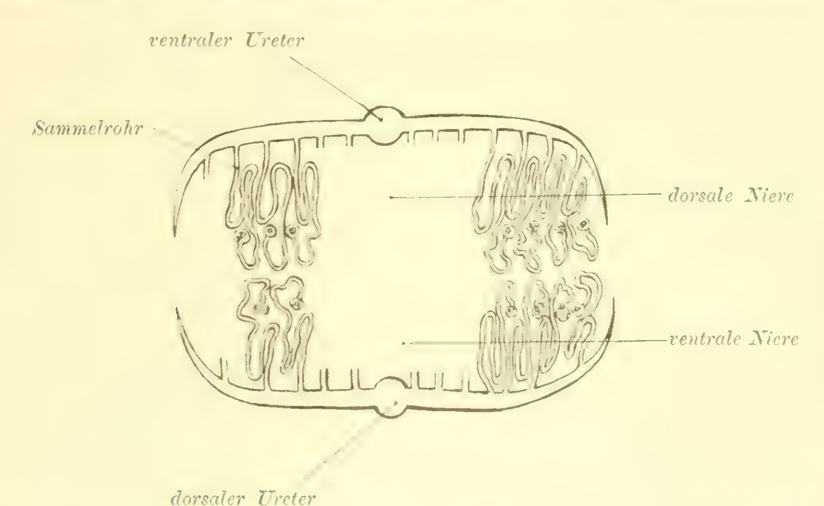


Fig. 201. Schematischer Querschnitt durch die vordere Hälfte der Nachniere eines Alligator missisipiensis. Nach SZAKALL (1899). Der Nachnierenureter tritt am kaudalen Pol der lang gestreckten Niere ein und durchsetzt das kaudale Drittel derselben in dessen Mitte, an der hinteren Grenze des mittleren Drittels angelangt, teilt er sich in 2 gleich weite Harnleiter, von denen der eine nahe der dorsalen, der andere nahe der ventralen Oberfläche bis zum kranialen Nierenpol verläuft. Jeder Ureterteil nimmt quere Aeste auf, in welche wieder die Sammelröhren der Nierenkanälchen münden. Durch dieses Verhalten werden die kranialen zwei Drittel der Niere in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt zerlegt, welche voneinander durch Bindegewebe getrennt sind. In der Figur sind nur wenige Harnkanälchen eingetragen.

auf. An der Grenze des mittleren Drittels der Niere angelangt, spaltete sich der Ureter in zwei gleich große Gänge, von denen der eine nahe der dorsalen, der andere nahe der ventralen Oberfläche des Organes bis zum kranialen Ende verlief; ein jeder Gang stand mit den seiner Hälfte zugehörenden Harnkanälchen in Verbindung. Durch dieses Verhalten wird die Niere in ihren kranialen zwei Dritteln in einen dorsalen und ventralen Abschnitt zerlegt, welche durch ein aus Bindegewebe bestehendes und die Nierengefäße enthaltendes Septum geschieden sind (Fig. 201).

Bildung der Harnkanälchen.

Während sich die Bildung der Sammelröhren an den beiden Nierenbecken abspielt, kommt es in der bisher nicht differenzierten Innenzone des metanephrogenen Gewebes zur Bildung von Harnkanälchen. Die Bildung derselben geht, ähnlich wie die Bildung der Urnierenkanälchen aus dem mesonephrogenen Gewebe, völlig unabhängig von dem sekundären Harnleiter und seinen Aesten vor sich. Erst entstehen Zellkugeln, dann Bläschen, aus den Bläschen entwickeln sich durch Ausstülpung die eigentlichen Harnkanälchen, welche in das Nierenbecken oder in einen seiner Seitenäste durchbrechen; das Bläschen selbst verwandelt sich zur Bowman'schen Kapsel des Malpighi'schen Körperchens. Die erste Anlage erfolgt regelmäßig in den ventralen Partien des metanephrogenen Gewebes, dann auch allmählich in den dorsalen. So sehen wir in Fig. 200 links neben dem Querschnitt des kranialen Nierenbeckens bereits deutliche Bläschen mit ausgestülpten Hauptkanälchen liegen, während dorsal neben dem längs getroffenen Sammelrohr sich eine Harnkanälchenanlage erst auf der frühesten Entwickelungsstufe (Zellkugel) befindet. In dem ventralen Abschnitt eines Embryos von 2 cm Länge sind bereits vereinzelte Harnkanälchen in das Nierenbecken resp. dessen Aeste durchgebrochen. Bei einem Lacertaembryo von 2,4 cm Länge wächst das metanephrogene Gewebe von der medialen Seite zwischen den Sammelröhren hindurch auf die laterale Seite hinüber und bildet auch hier Harnkanälchen. Durch diese fortschreitende Ausbreitung kommt die sich entwickelnde Nachniere allmählich in die gleiche Höhe mit der Ur-

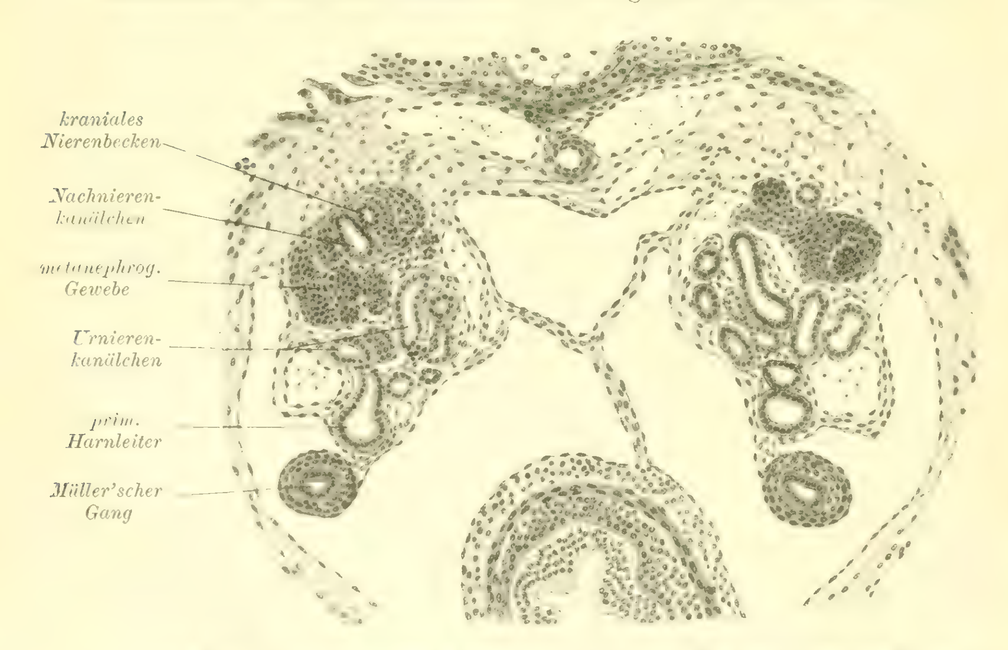


Fig. 202. Querschnitt durch die kraniale Hälfte des 30. Segmentes eines 2,9 cm langen Embryos von Lacerta agilis. Nach Schreiner (1902). Vergr. 120:1. Die Nachniere ist bei ihrem kranialen Wachstum in die Region des kaudalen Urnierenpols gelangt, sie steigt an der dorsalen Seite desselben in die Höhe.

niere zu liegen, an deren dorsalen Seite sie in die Höhe wächst (Fig. 202). Später, wenn die Nachniere auch in ihrem dorsoventralen Durchmesser zunimmt, ändert sich diese Lagebeziehung zur Urniere, die Nachniere drängt nach vorn, liegt erst neben und schließlich ventral von der Urniere. Bei Lacertiliern und Ophidiern, welche erst spät ihre Urniere zurückbilden, geht diese Verschiebung außerordentlich langsam vor sich, bei den Krokodilen, welche die Urniere noch im Ei zum größten Teil verlieren, sehr rasch. Bei den Krokodilen ist nach RATHKE (1866) das Längenwachstum nur auf das kraniale Nierenbecken beschränkt, der kaudale Pol der Nachniere bleibt für immer am Ausgang des Beckens in der Höhe des 2. Kreuzbeinwirbels liegen. Die Verschiebung des kranialen Poles geht kranialwärts bis zum 15. Rumpfwirbel und bleibt dann stets zu diesem in Beziehung, so daß sich mit der Größenzunahme des Gebietes vom 15. Rumpfwirbel bis 2. Kreuzbeinwirbel auch die Niere vergrößert. Die höchste Lage ihres kranialen Poles erreicht die Niere von Alligator cynocephalus noch während der Entwickelung im Ei (RATHKE 1866).

Das interstitielle Bindegewebe und die Nierenkapsel gehen aus der Außenzone des metanephrogenen Gewebes hervor.

Die ursprüngliche Einmündung des sekundären in den primären Harnleiter bleibt zeitlebens bei Eidechsen und Schlangen erhalten, die gemeinsame Mündung erfolgt auf einer Urogenitalpapille, welche in einer dorsalen Ausbuchtung der Kloake liegt (siehe Harnblase). Doch kommen auch bei diesen Vertretern der Reptilien Ansätze zu einer Trennung beider Mündungen vor. LEYDIG (1853) sieht bei Anguis fragilis beide Mündungen dicht nebeneinander, aber getrennt, ebenso zeichnet UNTERHÖSSEL (1902) bei einer einjährigen Natter beide Oeffnungen getrennt. Bei Cheloniern und Krokodilen tritt später eine Verschiebung ein, indem bei beiden sekundärer Harnleiter und primärer Harnleiter getrennt in die Kloake münden und zwar der sekundäre Harnleiter weiter kranial als der primäre. Bei einer männlichen Emys lutaria ist nach MÖLLER (1899) bei einem Exemplar von 3,65 cm Plastronlänge die Trennung eingetreten, während bei einem weiblichen Exemplare von 3,4 cm Plastronlänge beide Harnleiter noch mit gemeinsamer Oeffnung münden.

Nachniere der Vögel.

Auch hier benutze ich für die Darstellung hauptsächlich die Untersuchungsergebnisse der SCHREINER'schen Arbeit (1902), welche ich bis in die Details nachprüfen und bestätigen konnte.

Ursprung des metanephrogenen Gewebes.

Wir haben oben (siehe Urniere der Vögel, p. 280) festgestellt, daß der nephrogene Gewebsstrang vom 20. bis zum Mündungssegment (Segment, in welchem der primäre Harnleiter in die Kloake mündet) durch Vereinigung der Ursegmentstiele entsteht und ein überall einheitliches Gebilde darstellt. Der Strang liegt der dorsomedialen Seite des primären Harnleiters innig an, in ihm entstanden allmählich in kraniokaudaler Richtung die einzelnen Urnierenkanälchenanlagen. Ehe die letzten derselben im 30. (Hühnchen) oder 32. (Ente) Segmente angelegt werden, erscheint bereits in der Höhe des Mündungssegmentes der Nachnierenureter, seine Anlage leitet die Umgestaltung des nephro-

genen Gewebes und damit die Abtrennung des metanephrogenen Gewebes ein. Wir orientieren uns über diese Verhältnisse am besten an einem Längsschnitt dieser Entwickelungsstufe. In Fig. 203 sind das kaudale Ende der Urniere und die Anlage des Nachnierenureters dargestellt, der primäre Harnleiter ist bis zu seiner rechtwinkeligen, gegen die Kloake gerichteten Umbiegung der Länge nach getroffen, seiner dorsalen Seite liegt ein dichtes, gegen die Umgebung gut abgegrenztes Gewebe an, ich will es nach SCHREINER (1902) als Innenzone des nephrogenen Gewebsstranges bezeichnen. In ihren

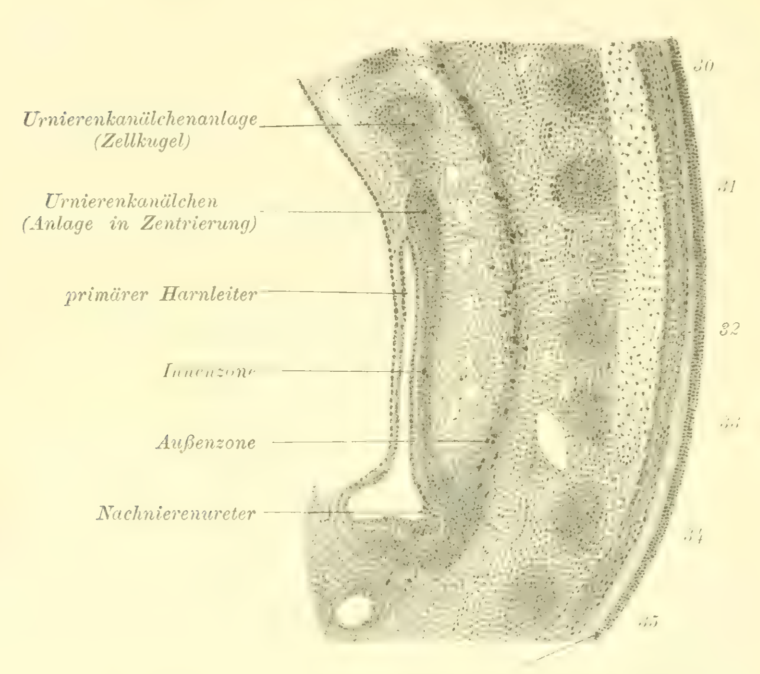


Fig. 203. Sagittalschnitt durch die Anlage der rechten Nachniere eines Mövenembryos (Larus ridibundus) mit 49 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 80:1. Der nephrogene Gewebsstrang ist nur noch in dem 31.—35. Segment vorhanden (das 35. Segment ist das Mündungssegment), an seinem kranialen Ende liefert er noch Urnierenkanälchen, an seinem kaudalen Ende wird er durch die Anlage des Nachnierenureters dorsalwärts verlagert. Er zerfällt in eine Innenzone, dem primären Harnleiter resp. dem Nachnierenureter dicht angelagert, und in eine Außenzone, die im 35. Segment mit der Innenzone verbunden, sonst von ihr getrennt ist und in der Höhe des 30. Segmentes in das Bindegewebe der dorsalen Seite der Urniere übergeht.

kranialen Partien bildet diese Innenzone Anlagen von Urnierenkanälchen, zwei sind auf dem Zellkugelstadium, eine dritte ist in der Zentrierung begriffen, aber noch nicht vom nephrogenen Gewebsstrang abgegrenzt; gegen das kaudale Ende zu verdickt sich die Innenzone und wird durch den auswachsenden Nachnierenureter dorsalwärts ausgebuchtet, ohne daß dadurch ihr Zusammenhang mit den übrigen Abschnitten der Innenzone unterbrochen wird. Ein zweiter

Strang dichteren Gewebes, Außenzone des nephrogenen Gewebsstranges (SCHREINER 1902), verläuft ungefähr in der Mitte des Raumes zwischen primärem Harnleiter und Wirbelsäule, er beginnt kranial in dem dorsal von den Urnierenkanälchenanlagen gelegenen Mesenchym und endet kaudal in der durch die Ureteranlage verschobenen Innenzone. Außenzone und Innenzone sind nur bei Larus ridibundus — von dem der Schnitt der Fig. 203 stammt — in dieser scharfen Weise voneinander getrennt, bei Huhn und Ente liegen sie so dicht zusammen, daß sie anfangs nicht voneinander abzugrenzen sind. Ihrer Entwickelung nach entsprechen sie beide den ehemaligen Ursegmentstielen, die Innenzone ihrem ventralen Abschnitte, welcher das eigentliche nephrogene Gewebe liefert, die Außenzone ihrem dorsalen Abschnitte, welcher sich frühzeitig in Mesenchymgewebe auflöst. Nur die Innenzone liefert Harnkanälchen, die Außenzone entwickelt das Bindegewebe der Umgebung, aus ihr entstehen wahrscheinlich Stroma und Kapsel der Nachniere, sie interessiert hier nur insofern, als sie frühzeitig den Weg bezeichnet, welchen später der kranial auswachsende Nachnierenureter mit samt der Innenzone einschlägt.

Die einheitliche Innenzone (Fig. 203) des nephrogenen Gewebes wird unmittelbar nach dem Auftreten des Nachnierenureters dadurch unterbrochen, dass sie bei Hühnerembryonen im 31. und 32. Segment, bei Entenembryonen im 32. und 33. Segment und bei Mövenembryonen im 33. und 34. Segment zu Grunde geht; die verschiedene Lage der zur Rückbildung bestimmten Teile hängt mit der verschiedenen Höhe der Ausmündung des primären Harnleiters in die Kloake zusammen. Welche Teile des nephrogenen Gewebsstranges der Rückbildung anheimfallen, läßt sich schon frühzeitig bestimmen, da in deren Zellen stark färbbare Körnchen auftreten (Fig. 204), welche in den persistierenden Partien nicht entwickelt werden. Die Zurückbildung betrifft nicht nur das undifferenzierte nephrogene Gewebe, sondern auch alle event. in diesen Segmenten vorhandenen ersten Urnierenkanälchenanlagen; die Außenzone des nephrogenen Gewebes dagegen bleibt erhalten, trennt sich von der Innenzone (Huhn und Ente) und zentriert sich auf ihren Mittelpunkt (Fig. 204). Durch diese Unter-

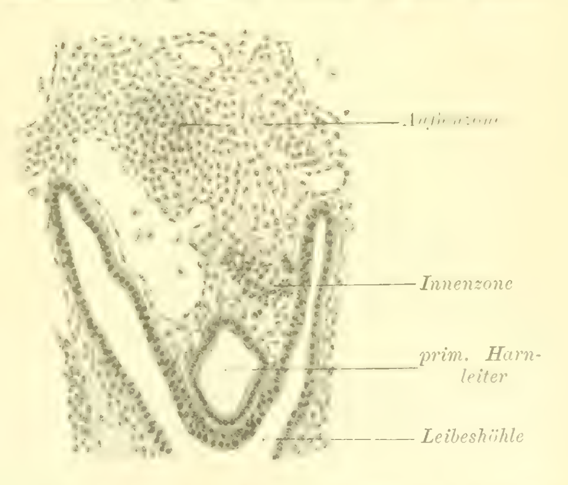


Fig. 204. Aus einem Querschnitt durch das 32. Segment eines Entenembryos mit 51 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195:1. Die Innenzone des nephrogenen Gewebsstranges ist in der Degeneration begriffen, in ihren Zellen treten scharf färbbare Körnchen auf, die Außenzone bleibt erhalten, trennt sich von der Innenzone und zentriert sich auf sich selbst, der Ort des Schnittes ist in der Rekonstruktion der Fig. 206 angegeben.

brechung wird das nephrogene Gewebe geteilt und wir unterscheiden jetzt das mesonephrogene Gewebe kranial und das metanephrogene Gewebe kaudal von der Unterbrechungsstelle. Das metanephrogene Gewebe entspricht also einzig und allein dem nephrogenen Gewebe desjenigen Segmentes, in welchem die Einmündung des primären Harnleiters in die Kloake erfolgt, bei dem Hühnchen des 32., bei der Ente des 34. und bei der Möve des 35. Segmentes. Das durch die Trennung von dem mesonephrogenen Gewebe frei gewordene metanephrogene Gewebe sammelt sich an der Kuppe der auswachsenden Ureterknospe und wird mit dieser passiv verlagert. Diese eben beschriebene Entwickelung des metanephrogenen Gewebes hat bereits Sedgwick (1880) richtig erkannt, nur hat er nichts von dem Zugrundegehen des nephrogenen Gewebes gewußt und läßt infolgedessen das nephrogene Gewebe vom 31.—34. Segment in das metanephrogene Gewebe übergehen.

Anlage des Nachnierenureters (sekundärer Harnleiter) und sein Einfluß auf das metanephrogene Gewebe.

Der Nachnierenureter findet sich in seiner ersten Anlage bei Hühnerembryonen mit 49 und 50 Ursegmentpaaren (Abraham und Keibel 1900) in der 88.—120. Bebrütungsstunde (Waldeyer 1870), bei Entenembryonen mit 45—48 Ursegmentpaaren (Schreiner 1902),

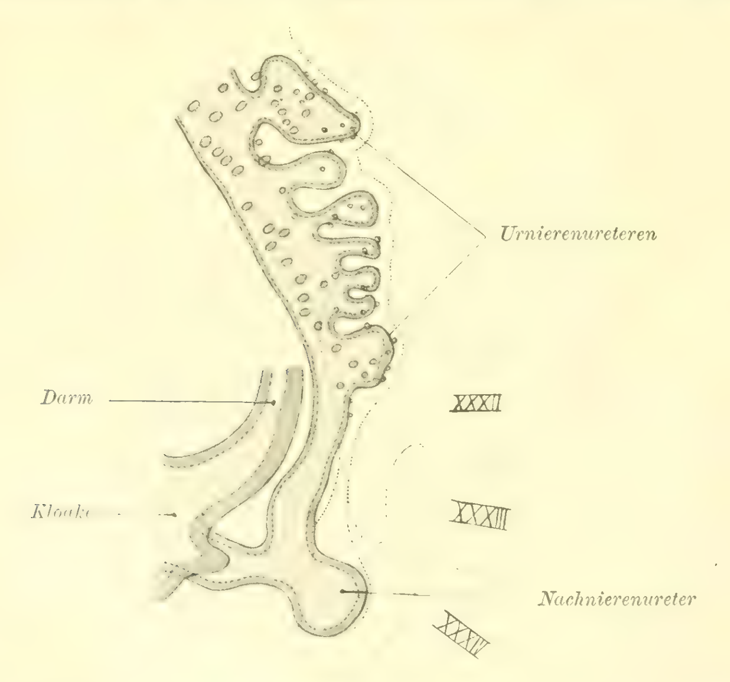


Fig. 205. Profilkonstruktion des kaudalen Urnierenendes und der Nachnierenanlage eines Entenembryos mit 50 Ursegmentpaaren. Nach Schreiner (1902). Vergr. 75 : 1. Der Nachnierenureter (sekundärer Harnleiter) erscheint als eine dorsal gerichtete Ausstülpung der dorsalen Wand des primären Harnleiters an der Umbiegungsstelle des letzteren. Er wird von dem metanephrogenen Gewebe umgeben, dessen Grenzen punktiert angegeben sind.

bei Mövenembryonen mit 40 Ursegmentpaaren (SCHREINER 1902) und bei Embryonen des Wellensittichs mit ca. 48 Ursegmentpaaren (ABRAHAM 1901), am 5. (ABRAHAM 1901) bis 6. (RATHKE 1828) Tage der Bebrütung; dabei ist zu bemerken, daß die Anlage beider Harnleiter desselben Embryos nicht immer gleichzeitig erfolgt. Seine erste Anlage besteht in einer pilzförmigen Ausstülpung der dorsalen Wand des primären Harnleiters an der Stelle, wo der letztere aus seinem kraniokaudalen Verlaufe rechtwinkelig gegen die Kloake umbiegt und zwar gerade im Knickungswinkel (Fig. 205): die Anlage liegt also regelmäßig im Mündungssegment, dessen Lage bekanntlich bei den einzelnen Arten wechselt. Der Anlage gehen gewöhnlich eine Erweiterung und eine Verdickung der dorsalen Wand des primären Harnleiters voraus (SEDGWICK). Unmittelbar nach der Anlage beginnt der Nachnierenureter lebhaft in die Länge zu wachsen, die Wachstumsrichtung geht im Beginn genau dorsal, und so lange die dorsale Richtung anhält, bleibt das blinde Ende bläschenförmig. Hat letzteres die vordere Wand der Wirbelsäule erreicht, findet das dorsale Wachstum von selbst sein Ende, und es entstehen jetzt aus ihm

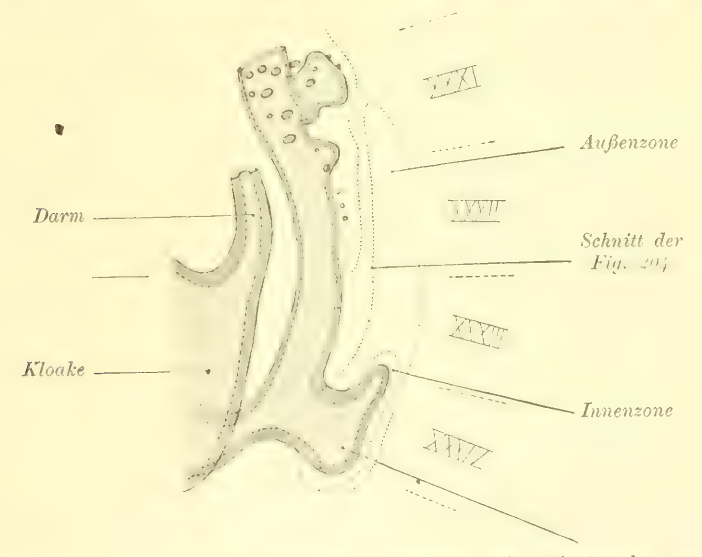


Fig. 206. Profilkonstruktion der sich entwickelnden Nachniere eines Entenembryos mit 51 Ursegmentpaaren. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 75:1. Der auswachsende Nachnierenureter wächst zunächst dorsal gegen die Wirbelsäule und teilt sich dann in einen deutlichen aufsteigenden (kraniales Nierenbecken), und einen eben angedeuteten absteigenden Ast (kaudales Nierenbecken). Das metanephrogene Gewebe, Innenzone sowohl wie Außenzone, sind durch punktierte Linien in die Figur eingetragen, die römischen Zahlen entsprechen den Ordnungszahlen der einzelnen Segmente.

ein kranialer und ein kaudaler, ein aufsteigender und ein absteigender Schenkel, welche den beiden gleichgebildeten Schenkeln der Reptiliennachniere homolog und wie diese als kraniales und kaudales Nierenbecken zu bezeichnen sind (Entenembryo mit

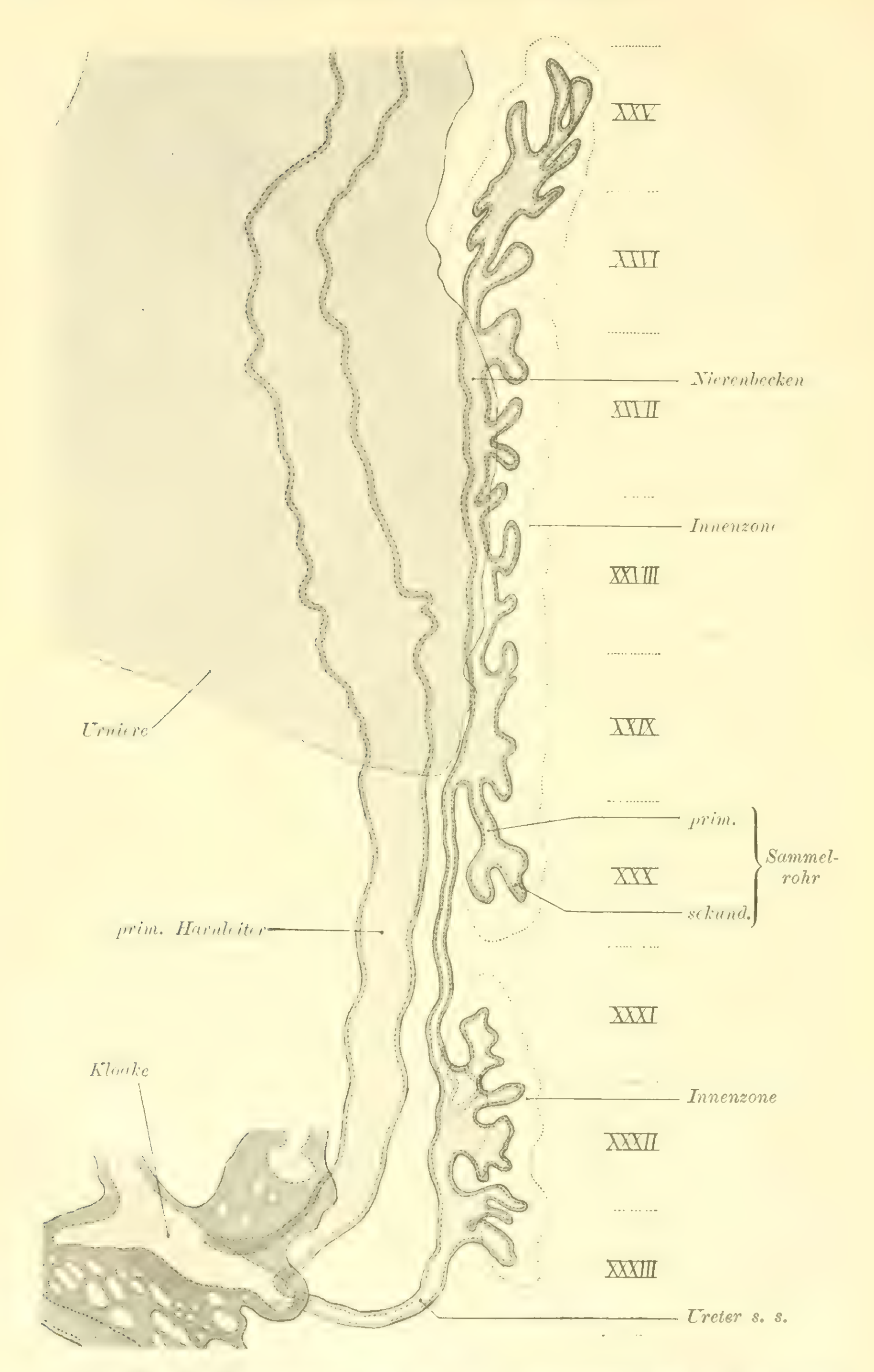


Fig. 207. Profilkonstruktion des kaudalen Urnierenabschnittes und der Nachniere eines Hühnerembryos von 13,5 mm S.-S.- und 12,75 mm N.-S-Länge, 6 Tage

8 Stunden bebrütet. Nach SCHREINER (1902). Vergr. ca. 60-fach. Die Nachnierenanlage ist bereits bis zum 25. Segment empor gewachsen, ihr kranialer Pol liegt dorsal vom kaudalen Urnierenpol. Der auswachsende Nachnierenureter zerfällt in 2 Teile, einen horizontalen, Ureter im engeren Sinne, und einen absteigenden, das Nierenbecken. Nur vom Nierenbecken gehen die primären Sammelröhren aus. Das metanephrogene Gewebe (Innenzone) ist durch die mächtige Längsentfaltung des Nierenbeckens in 2 Stücke zerrissen worden, welche durch die dorsalwärts auswachsenden primären Sammelröhren gegen die Wirbelsäule zu verlagert sind, es umgiebt infolgedessen nicht mehr das Nierenbecken, sondern nur noch die primären Sammelröhren. Die römischen Zahlen bezeichnen die Ordnungszahlen der einzelnen Segmente.

51 Ursegmentpaaren, Fig. 206). Beide Schenkel sind von Anbeginn ungleich, der kraniale ist stets der stärkere, der kaudale besteht nur kurze Zeit und ist bereits bei Entenembryonen mit 52 Ursegmenten verschwunden, so daß hier der sekundäre Harnleiter nur noch aus zwei unter rechtem Winkel zusammenstoßenden Stücken besteht, einem horizontalen, dem Ureter im engeren Sinne und einem aufsteigenden, dem späteren Nierenbecken. Das weitere Wachstum der Nachniere ist von diesem Zeitpunkt an nur noch an die Verlängerung des Nierenbeckens gebunden, der Ureter im engeren Sinne bleibt relativ unverändert, indem er nur mit dem Gesamtwachstum Schritt hält. Das Nierenbecken erreicht bei Embryonen von 10 mm N.-S.-Länge das 30. Segment und bei Embryonen mit 2,75 mm N.-S.-Länge das 25. Segment (Fig. 207). Den Weg, den es bei seinem Längenwachstum zu durchlaufen hat, ist ihm durch die Außenzone des metanephrogenen Gewebes vorgezeichnet, innerhalb welcher es mit samt der Innenzone in die Höhe steigt. Die Fig. 205 und 206 zeigen wie dem Auswachsen des Nierenbeckens immer eine Längsentfaltung der Außenzone vorangeht. Die Frage nach der Art und Weise, wie dieses Längenwachstum der Außenzone erfolgt, ist nicht sicher zu entscheiden. Einmal deuten die vielen Kernteilungsfiguren, die sich in dem Strang finden (Fig. 203), auf ein Längenwachstum durch Vermehrung der eigenen Elemente, andererseits läßt die Thatsache, daß die Außenzone denselben Ursprung hat wie das Bindegewebe dorsal von der Urniere, eine Anfügung neuer Elemente in den durchwachsenen Segmenten, an Ort und Stelle sehr wahrscheinlich erscheinen, so daß die Außenzone vielleicht einen doppelten Ursprung hat, einmal aus den Ursegmentstielen des Mündungssegmentes und zweitens aus den Ursegmentstielen der nächst höher gelegenen Segmente, welche sie bei ihrem Auswachsen durchsetzt.

Bei Entenembryonen von 12,75 mm N.-S.-Länge (SCHREINER 1902), bei Hühnerembryonen von 12 mm größter Länge und 121,5 Stunden Bebrütungsdauer (ABRAHAM und KEIBEL 1900), bei Embryonen des Wellensittichs des 7. Bebrütungstages (ABRAHAM 1901), treibt das Nierenbecken die ersten Seitenzweige, sie entspringen sämtlich von seiner dorsalen Wand und verlaufen in dorsolateraler Richtung; ich bezeichne sie als primäre Sammelröhren. Jede primäre Sammelröhre entsendet wieder medial und lateral sekundäre Sammelröhren, welche anfangs alle dorsal zur Vena cardinalis post., später (bei 7 Tage alten Embryonen von Huhn und Ente) auch ventral von ihr zu liegen kommen (Fig. 208). Dabei halten sich alle Sammelröhren innerhalb eines Bezirkes, der in seiner Form der des fertigen Organes entspricht.

Das metanephrogene Gewebe wird durch die Ausbildung der Ureterverästelung selbstverständlich beeinflußt. Wir hatten es auf dem Stadium verlassen, in welchem es dem blinden Ende des dorsalwärts auswachsenden Nachnierenureters kappenförmig aufsaß. Solange der Ureter ungeteilt dorsalwärts wächst, ändert sich in diesem Verhältnis nicht viel, höchstens, daß der unmittelbar neben der Mündung gelegene Abschnitt des Ureters nicht mehr von dem metanephrogenen Gewebe überzogen wird. Wenn aber die beiden Nierenbeckenschenkel ausgestülpt werden, und der kraniale Schenkel in ziemlich schnellem Maße kopfwärts auswächst, kann das metanephrogene Gewebe sich nicht in gleichem Verhältnisse vermehren, es muß infolgedessen seine Lagebeziehung zu dem Uretersystem ändern. Die Aenderung besteht zunächst darin, daß es nur noch den aufsteigenden Ast (das Nierenbecken) umgiebt, den horizontalen Ast, den Ureter im engeren Sinne,

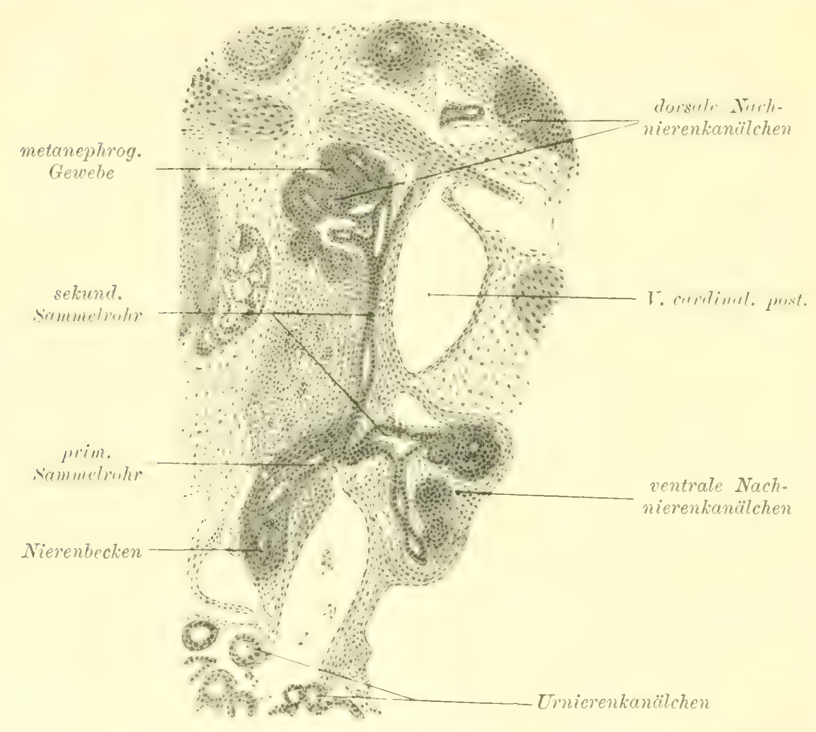


Fig. 208. Aus dem Querschnitt eines Hühnerembryos, 7 Tage 10 Stunden bebrütet. Nach Schreiner (1902). Vergr. 67 : 1. Der Schnitt trifft den mittleren Teil der linken Nachniere, welcher bereits in gleicher Höhe mit der Urniere liegt. Vom Nierenbecken aus geht ein primäres Sammelrohr, teilt sich in ein sekundäres Sammelrohr ventral und ein zweites dorsomedial zur Vena cardinal. post.; dementsprechend haben wir dorsale und ventrale Nachnierenkanälchen, dorsal und ventral zur Vene. Am unteren Rande der Figur sind noch Urnierenkanälchen eingetragen.

aber unbedeckt läßt. Wenn das Auswachsen des Nierenbeckens noch weiter geht, wenn primäre und sekundäre Sammelröhren ausgestülpt werden, so wird schließlich das metanephrogene Gewebe derartig gespannt, daß es auseinanderreißt und weiterhin aus mehreren

Stücken besteht (Figg. 207, 208), schließlich zerfällt das metanephrogene Gewebe in ebenso viele Teile als terminale Sammelröhren vorhanden sind und nur noch dem blinden Ende eines terminalen Sammelrohres sitzt ein Stück metanephrogenen Gewebes kappenförmig auf (Fig. 209). Alle Sammelröhren, welche an ihrem blinden Ende eine solche Kappe von nephrogenem Gewebe tragen, sind befähigt, neue Sammelröhren zu bilden. Sammelröhren, welche eine solche Kappe nicht mehr besitzen, sind dagegen steril geworden. Sobald also ein Sammelrohr neue Aeste bildet und durch die auswachsenden Aeste das metanephrogene Gewebe abgehoben wird, sobald verliert es die Fähigkeit, neue Sammelröhren zu bilden. Da meistens die neuen Aeste durch eine dichotomische Teilung des vorhergehenden gebildet werden, und dieser mit der Erzeugung der neuen Aeste die Fähigkeit, Seitenzweige zu bilden, verliert, wird der Bau des ganzen Ureterbaumes ein außerordentlich regelmäßiges Gefüge erhalten: die terminalen Sammelröhren kommen schließlich alle an die Peripherie zu liegen und mit ihnen selbstverständlich die sämtlichen metanephrogenen Kappen, so daß sich am 9. oder 10. Bebrütungstage die Niere als ein gut begrenztes Organ darstellt, das schon die beginnende Scheidung in Mark und Rinde erkennen läßt.

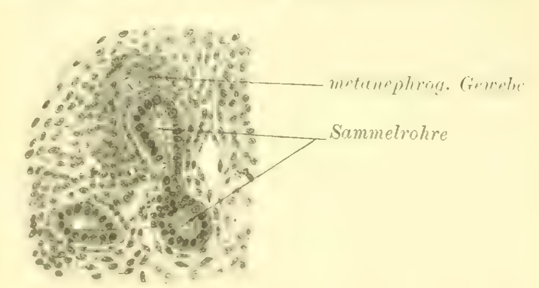


Fig. 209. Aus einem Querschnitt eines Hühnerembryos, 7 Tage 10 Stunden bebrütet. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195:1. Schnitt durch ein Sammelrohr mit der Kappe des metanephrogenen Gewebes.

Entwickelung der Harnkanälchen aus dem metanephrogenen Gewebe.

Aus den einzelnen Inseln des metanephrogenen Gewebes differenzieren sich die Harnkanälchen genau so, wie die Urnierenkanälchen

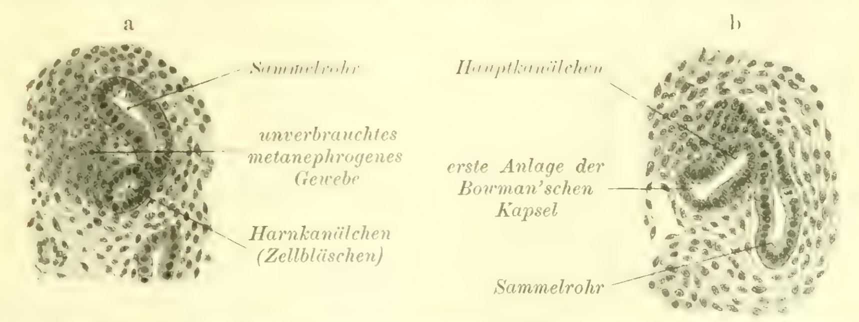


Fig. 210a, b. Teile von Querschnitten eines Hühnerembryos, 9 Tage 4,5 Stunden bebrütet. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195:1. a Aus dem metanephrogenen Gewebe hat sich eine Nachnierenkanälchenanlage differenziert, sie befindet sich im Stadium des Zellbläschens. b Aus dem Zellbläschen hat sich das Hauptkanälchen ausgestülpt und wächst auf das Sammelrohr zu. Das Zellbläschen selbst zeigt verdünnte Wandungen, es beginnt sich zur BOWMAN'schen Kapsel umzuwandeln.

aus dem mesonephrogenen Gewebe. Wir finden zuerst solide Zellkugeln, die sich mehr und mehr gegen das noch nicht verbrauchte metanephrogene Gewebe absetzen, dann Bläschen mit deutlicher Lichtung, aus den Bläschen endlich entwickelt sich durch Ausstülpung gegen ein benachbartes Sammelrohr das Hauptkanälchen, welches schließlich in ersteres durchbricht (BORNHAUPT 1867, SCHREINER 1902). Die einzelnen Stadien der Harnkanälchenentwickelung sind in den Fig. 210a, b und Fig. 211 dargestellt. Die ersten Harnkanälchen entstehen in den kaudalen Partien der Nachniere, welche auch die älteren sind, die MALPIGHI'schen Körperchen der Nachniere entstehen beim Hühnchen am 9. Tage der Entwickelung (BORNHAUPT 1867). Schon in Fig. 210b läßt sich an dem, dem Sammelgang ab-



Fig. 211. Aus einem Querschnitt eines Hühnerembryos, 9 Tage 21 Stunden bebrütet. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195 : 1. Das Zellbläschen stülpt sich aus und bildet die definitive BOWMAN'sche Kapsel, das Hauptkanälchen schlängelt sich, ist aber noch nicht in das Sammelrohr durchgebrochen.

gewandten Ende der Kanälchenanlage eine Höhenabnahme des auskleidenden Epithels konstatieren, welche eine Erweiterung der Bläschenlichtung an dieser Stelle zur Folge hat; wird dann von der dorsalen Seite die Bläschenwand etwas eingestülpt, so ist damit der Teil des Bläschens abgegrenzt, der in Fig. 211 schalenförmig gestaltet ist und die erste Anlage der BOWMAN'schen Kapsel darstellt; in der Konkavität der Schale entwickelt sich später der Glomerulus.

Trennung des Ureters vom primären Harnleiter.

Im Laufe der Entwickelung wird der unterste Abschnitt des primären Harnleiters von der Einmündung des Nachnierenureters bis zur Kloake mit in die Kloakenwand einbezogen; damit gewinnt der Nachnierenureter eine selbständige Oeffnung in die Kloake. Der Zeitpunkt dieser Verschiebung ist ein außerordentlich wechselnder. ABRAHAM und KEIBEL (1900) finden eine Kloakenmündung des Ureters bei Hühnerembryonen von 14,6 mm größter Länge und 135 Stunden Bebrütungsdauer, SCHREINER (1902) findet die Verschiebung manchmal schon bei Embryonen von Huhn und Ente von 10 mm N.-S.-Länge entwickelt, FÜRBRINGER (1878) giebt an, daß sie beim Hühnchen zwischen dem 6. und 8. Tage erfolgt, und endlich KUPFFER bestimmte ihren Beginn 20—24 Stunden nach der ersten Anlage des Ureters.

Lageverschiebung der Nachniere.

Die anfänglich dorsal von der Urniere gelegene Nachniere (Fig. 207) kommt später ventral von der ersteren zu liegen. SEDGWICK (1880) faßt diesen Lagewechsel als ein aktives, ventralwärts gerichtetes Wachstum der Nachniere auf, während derselbe sich wohl hinreichend durch das Zurückbleiben der Urniere bei voller Entfaltung der Nachniere erklären läßt.

29) Nachniere der Säuger.

Allgemeines.

Die Entwickelung der Nachniere der Säugetiere gehört zu den bestbehandelten Kapiteln der Entwickelungsgeschichte. Rein anatomisches Forschen begegnet sich hier mit pathologischen Untersuchungen und klinischen Interessen, so daß von den verschiedensten Seiten her ein Material angehäuft wurde, das eine eingehende Schilderung ermöglicht.

Auch hier habe ich mich bemüht, die Hauptsachen selbst zu kontrollieren.

Die Entwickelung der Nachniere können wir grob in 2 große Perioden teilen, in die Periode der ersten Anlage und die Periode des weiteren Ausbaues; die erste Periode wird einmal dadurch charakterisiert, daß fortwährend neue Drüsenelemente (quere Kanälchen) entwickelt werden und zweitens dadurch, daß das Ausführungsgangsystem (repräsentiert durch die geraden Kanälchen) stark in die Länge wächst, die zweite Periode dadurch, daß keine neuen Harnkanälchen mehr angelegt werden, dagegen die vorhandenen in die Länge und Breite wachsen, während das Ausführungsgangsystem nur noch entsprechend dem Gesamtwachstum sich verlängert. Man bezeichnet beide Perioden wohl auch als fötale und postfötale, mit Unrecht, denn die Grenze zwischen beiden Perioden kann sowohl vor als nach der Geburt liegen und trifft nur selten mit ihr zusammen. Ich vermeide deswegen die Bezeichnung fötale und postfötale Entwickelung und spreche von der ersten Anlage und dem späteren Ausbau der Nachniere. Solange noch neue Harnkanälchen aus dem metanephrogenen Gewebe entstehen, solange haben wir noch die Periode der ersten Anlage, sobald in einem Harnkanälchen alle Teile angelegt sind, beginnt an ihm die Periode des Ausbaues. Da sich die Entwickelung sämtlicher Harnkanälchen über einen großen Zeitraum erstreckt, wird die Periode des Ausbaues an den einzelnen Stellen der Niere zu verschiedenen Zeiten einsetzen und eine Zeitlang das Vorkommen beider Perioden in derselben Niere nebeneinander zu beobachten sein. Wir hätten also streng genommen 3 Perioden: 1) die der reinen Anlage, 2) die der Anlage und des Ausbaues nebeneinander und 3) die des reinen Ausbaues.

Entwickelung des metanephrogenen Gewebes.

Ich schildere zunächst die Verhältnisse bei dem Kaninchen unter Benutzung der Angaben SCHREINER's (1902).

Der nephrogene Gewebsstrang erstreckt sich bei allen darauf untersuchten Säugern bis in das Mündungssegment, er stellt einen kontinuierlichen Strang dar, welcher sich mit fortschreitender Ausbildung der Urniere Stück für Stück verkürzt, da er jeweilen an seinem kranialen Ende in eine Reihe von Urnierenkanälchenanlagen zerfällt. Schließlich, wenn das letzte Urnierenkanälchen gebildet ist, bleibt nur noch ein Rest von ihm in der Ausdehnung von höchstens 3 Segmenten übrig, welcher nicht für den Aufbau der Urniere verwendet wird und sich eine Zeitlang unverändert vom kaudalen Pol der Urniere bis zur Einmündung des primären Harnleiters in die

---

Die falsche Schreibweise „fötal“ wurde auf Wunsch im Interesse einer einheitlichen Schreibweise benutzt.

Kloake erstreckt. So finden wir ihn auch zu der Zeit, in welcher die Bildung des Nachnierenureters einsetzt. Fig. 212 giebt einen Längsschnitt durch einen Kaninchenembryo kurz vor Stadium IX wieder. (Die Stadien sind nach Rabl, Entwickelung des Gesichtes, Leipzig, Engelmann, 1902, geordnet, Stadium IX zeigt das Linsenbläschen fast vollständig geschlossen, nur eine kleine punktförmige Oeffnung führt

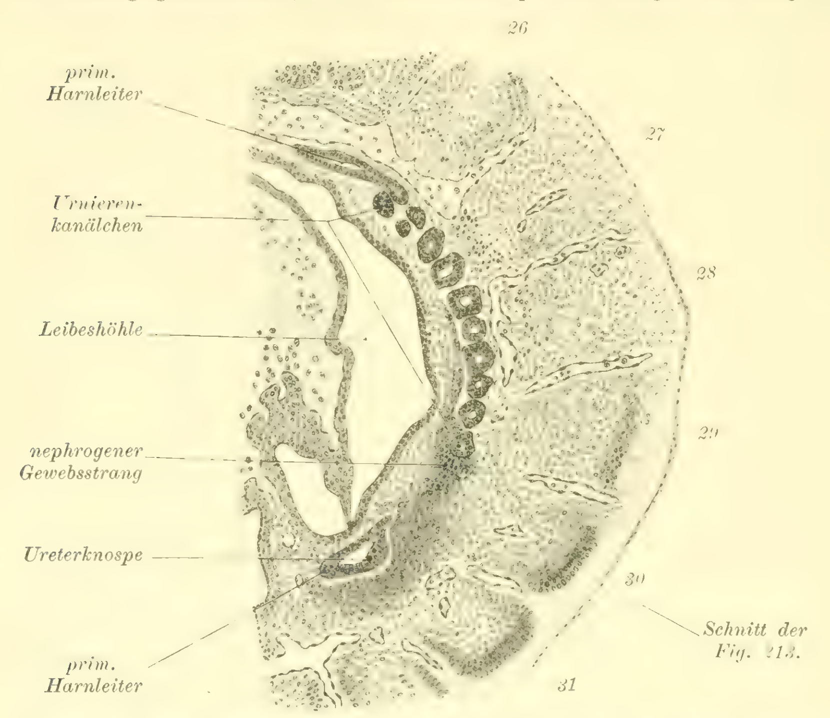


Fig. 212. Sagittalschnitt der kaudalen Urnierenhälfte und der Ureteranlage eines Kaninchenembryos nahe bei Stadium IX (siehe Text). Nach Schreiner (1902). Vergr. 60 : 1. Der Schnitt trifft an seiner oberen und unteren Hälfte den primären Harnleiter jedesmal nur auf eine kurze Strecke. Dem kranialen Stück folgen eine Reihe von Urnierenbläschen, das am weitesten kaudal an der Grenze zwischen 29. und 30. Segment gelegene Bläschen hat sich noch nicht vollständig von seinem Mutterboden, dem nephrogenen Gewebsstrang, abgelöst. Der nephrogene Gewebsstrang verläuft von dem letzten Urnierenbläschen bis zur Ureterknospe als kontinuierlicher Strang, der durch die letztere etwas dorsalwärts ausgebogen wird.

von seinem Hohlraum nach außen, die Nasengruben sind tief eingesenkt, die Anlage des Jakobson'schen Organes erscheint, die erste Anlage der Epiphyse tritt auf, Anlage einer 5. inneren Kiemenfurche.) Der primäre Harnleiter ist in der Figur nur an seinem kranialen und kaudalen Ende getroffen, die Harnkanälchen des kaudalen Urnierenabschnittes sind sämtlich noch auf dem Zellbläschenstadium, in ihrer Fortsetzung läuft das nephrogene Gewebe in unmittelbarem Anschluß an die letzten Urnierenkanälchenanlagen im kranialen Teil des 30. Segmentes bis über die Stelle hinaus, wo eine leichte Ausbuchtung der dorsalen Wand des primären Harnleiters die Anlage des Nachnierenureters andeutet, das ist bis zu dem kaudalen Ende des 31. und dem Anfang des 32. Segmentes. Der nephrogene Gewebsstrang hebt sich von seiner Umgebung durch

die dichtere Stellung der Kerne etwas ab, besitzt aber keine scharfen Grenzen. Auf dem Querschnitt der Fig. 213 (der Ort des Schnittes im 30. Segment ist in Fig. 212 angegeben) erscheint er der medialen Wand des primären Harnleiters dicht anliegend, seine Zellen sind auf

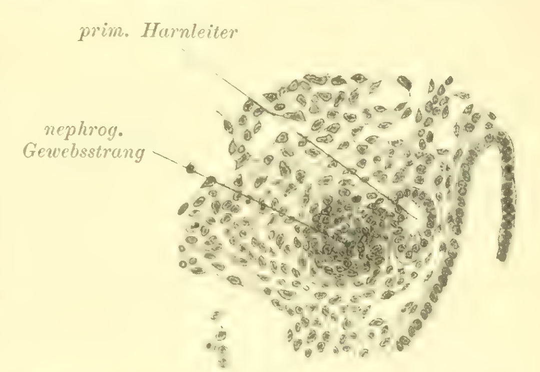


Fig. 213. Aus dem Querschnitt eines Kaninchenembryos nahe bei Stadium IX (siehe Text) in der Mitte des 30. Segmentes. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195:1. Der nephrogene Gewebsstrang liegt der medialen Seite des primären Harnleiters innig an. Er hebt sich aus der Umgebung durch die Zentrierung und dichtere Stellung seiner Zellen deutlich hervor, ist aber an seiner Peripherie unscharf abgegrenzt.

die Mitte zentriert und in ihr dichter gruppiert, so daß sie sich als eine besondere Zellmasse deutlich aus ihrer Umgebung herausheben, an der Peripherie dagegen findet ein allmählicher Uebergang in das umgebende Gewebe statt. Wie Fig. 212 zeigt, ist der nephrogene Gewebsstrang nicht an allen Stellen gleich mächtig entwickelt, er ist am stärksten in der Mitte des 31. Segmentes, da, wo die Ureterknospe sich findet, und verjüngt sich von dieser Stelle kranial- und kaudalwärts; zahlreiche Kernteilungsfiguren innerhalb des nephrogenen Gewebsstranges zeigen, daß diese Massenzunahme wahrscheinlich nur durch Vermehrung der eigenen Elemente erfolgt. Im Stadium X der Entwickelung (Linsenbläschen vollständig abgelöst, Infundibularfortsatz des Zwischenhirnes in der Anlage) ist die Kontinuität des nephrogenen Gewebsstranges noch vorhanden, seine künftige Zweiteilung in mesonephrogenes und metanephrogenes Gewebe ist aber durch die beginnende Degeneration seiner Zellen in der kranialen Hälfte des 30. und 29. Segments angedeutet. Im Stadium XIV (letzter Rest des Sinus cervicalis geschwunden, erste Anlage der primitiven Choanen, Hypophysentasche noch in Verbindung mit der Mundhöhle, Zungenspitze schon zu unterscheiden) ist diese Degeneration vollendet und das metanephrogene Gewebe im ganzen 31. und in der kaudalen Hälfte des 30. Segmentes von dem nephrogenen Gewebsstrang abgelöst. Den Nachweis, daß das metanephrogene Gewebe nur ein Teil des mesonephrogenen Gewebsstranges ist, halte ich für einwandfrei erbracht. Das metanephrogene Gewebe läßt im Beginne seiner Entwickelung keine besondere Differenzierung erkennen. Erst nach Ausstülpung des Nachnierenureters beginnen sich die unmittelbar der dorsomedialen Wand des Nierenbeckens anliegenden Zellen zu einem Kern dichter zusammenzufügen und auf die Lichtung des Nierenbeckens zu zentrieren, während sich die äußeren Zellen konzentrisch um diesen Kern schichten. Die so entstandenen 2 sich scharf gegeneinander abgrenzenden Abschnitte des metanephrogenen Gewebes bezeichne ich nach SCHREINER (1902) als Innenzone und Außenzone des metanephrogenen Gewebsstranges. Aehnliche Verhältnisse wie beim Kaninchen fand SCHREINER (1902) bei Schwein und Mensch, nur, daß er keinen so geschlossenen Entwickelungsgang wie beim Kaninchen nachweisen konnte.

Zeit und Ort der Nachnierenureteranlage.

Die erste Anlage des Ureters findet sich bei Hundeembryonen von 13,5 mm größter Länge (Soulié 1903), bei Katzenembryonen von 16 mm größter Länge (Soulié 1903), bei Meerschweinchenembryonen am 18. Tage nach dem letzten Wurf (Weber 1897), bei Kaninchenembryonen am 11. (Kölliker 1879) bis 13. (Egli 1876) Tage nach der Befruchtung, kurz vor Stadium IX (Beschreibung des Stadiums s. p. 324) (Schreiner 1902), beim Schwein bei 20 Tage alten Embryonen von 6,4 mm größter Länge mit 37 bis 38 Ursegmentpaaren (Keibel 1897), beim Schafe in Embryonen von 8 mm größter Länge (Kupffer 1865, Riede 1887), bei dem Menschen schwanken die Angaben etwas, die erste Anlage fällt aber sicher in die 4. Woche (His 1880, Keibel 1891, 1896), die Embryonen besaßen eine N.-S.-Länge von mindestens 5 mm bis höchstens 8 mm; bei Embryonen von 4—4,5 mm Länge werden die Ureterknospen übereinstimmend als fehlend angegeben (His 1880, H. Meyer 1890, Hauch 1903), bei Embryonen von 8 mm und mehr Länge wird die Ureteranlage meist als im Wachstum ziemlich vorgeschritten bezeichnet. Die Maus nimmt insofern eine besondere Stellung ein, als die Ureterknospe vom primären Harnleiter ausgestülpt wird, noch ehe dieser in die Kloake mündet.

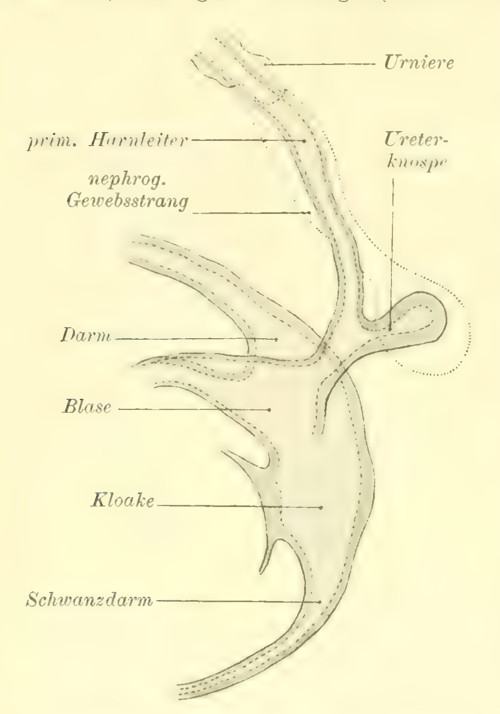


Fig. 214. Nachnierenanlage eines Kaninchenembryos des Stadiums X (siehe p. 325). Nach Schreiner (1902). Vergr. 75 : 1. Die Ureterknospe zeigt einen Stiel und ein Endbläschen, sie ist in den nephrogenen Gewebsstrang eingewachsen und verlagert denselben etwas dorsalwärts.

Als Ort der Anlage wird übereinstimmend für sämtliche untersuchten Säugetiere die dorsomediale Wand des primären Harnleiters angegeben und zwar die Stelle, wo der kraniokaudal verlaufende Teil in den mehr oder weniger horizontal zur Kloake verlaufenden Teil umbiegt (Fig. 214), nur bei Echidna aculeata scheint die Ureteranlage höher zu liegen, wenigstens glaube ich das aus Keibel's (1904) Fig. 4 schließen zu dürfen, ich komme auf diesen Umstand im Schlußkapitel zurück.

Art der Nachnierenureteranlage.

Der eigentlichen Ausstülpung der Ureterknospe geht eine spindelförmige Erweiterung des betreffenden Harnleiterabschnittes voraus (Kaninchen, Schreiner 1902, Schaf, Riede 1887, Mensch, His 1880),

mit dieser Erweiterung kann eine Verdickung der Wand verbunden sein; so fand His (1880) bei einem menschlichen Embryo von 4 mm Länge die Wand des primären Harnleiters fast um das Doppelte verdickt.

Die Entwickelung des Nachnierenureters schildere ich zunächst beim Kaninchen nach der Arbeit Schreiner's (1902).

Die pilzförmige, anfänglich mit breiter Basis dem primären Harnleiter aufsitzende Ureterknospe wächst zuerst rein dorsal auf die Wirbelsäule zu. Sobald sie eine gewisse Länge erreicht hat, zeigt sie bei Embryonen des Stadiums X (Beschreibung siehe p. 325) einen kurzen Stiel (Ureter im engeren Sinne) und ein endständiges Bläschen (Fig. 214). Hat die Anlage mit dem Bläschen die Wirbel-

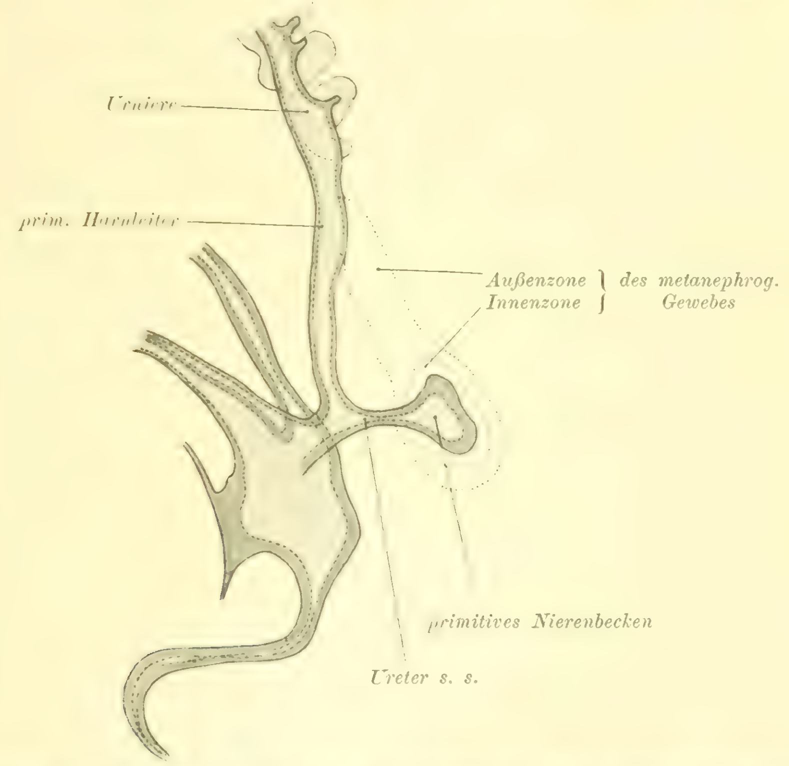


Fig. 215. Profilkonstruktion der Nachnierenanlage eines Kaninchenembryos des Stadiums XI. Nach Schreiner (1902). Vergr. 75 : 1. Die Ureterknospe ist dorsalwärts ausgewachsen und hat sich in den Ureter im engeren Sinne (s. s.) und in das primitive Nierenbecken gesondert. Das metanephrogene Gewebe hat sich vom nephrogenen Gewebsstrang abgelöst und bildet eine Außenzone, während eine schmale Partie direkt um das Nierenbecken sich verdichtet und die Innenzone bildet.

säule erreicht, flacht sich das letztere an seiner dorsalen Seite ab und wächst in einen kranialen und kaudalen Schenkel aus (Fig. 215). Da im Gegensatz zur Nachnierenentwickelung der Reptilien und Vögel keiner der Schenkel stark auswächst, bezeichne ich das Bläschen und seine Schenkel zusammen als primitives Nierenbecken (primitiv

deswegen, weil sich das Nierenbecken des Erwachsenen durch Aufnahme von Sammelröhren später vergrößert). Da die Wirbelsäule dem dorsalen Wachstum eine Grenze setzt, beginnt jetzt das Nierenbecken entlang der Wirbelsäule in die Höhe zu steigen; während aber bei Reptilien und Vögeln der Ureter im engeren Sinne nur wenig wächst, das Hauptwachstum auf die beiden resp. auf den kranialen Nierenschenkel kommt, wächst bei den Säugetieren der Ureter sehr stark: das Nierenbecken vergrößert sich wohl auch, aber nicht in dem

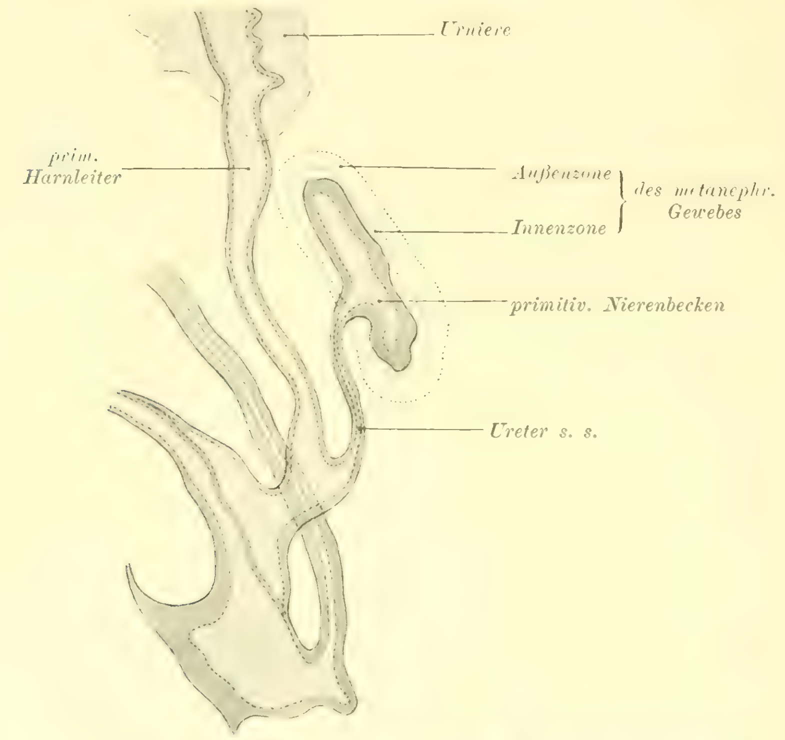


Fig. 216. Profilkonstruktion der Nachnierenanlage eines Kaninchenembryos des Stadiums XIV (siehe p. 325). Nach SCHREINER (1902), Vergr. 75 : 1. Die Nachnierenanlage ist innerhalb der Außenzone des metanephrogenen Gewebes in die Höhe gewachsen und hat den kaudalen Urnierenpol fast erreicht, der Hauptanteil an dem Längenwachstum fällt auf den Ureter im engeren Sinne. Außenzone und Innenzone umgeben als konzentrische Ringe das primitive Nierenbecken.

gleichen Maße; in Fig. 216, 217 sind 2 Stadien der Nachnierenentwickelung wiedergegeben, welche diese Wachstumsverhältnisse auf das deutlichste zeigen. In Fig. 216, welche von einem Embryo des Stadiums XIV (Erklärung siehe p. 325) stammt, ist das Nierenbecken gegenüber dem Stadium der Fig. 215 fast um das $2^1/_2$fache gewachsen, sein kranialer Pol berührt beinahe den kaudalen Pol der Urniere, der Ureter im engeren Sinne verläuft leicht geschlängelt und läßt 2 ungleiche Abschnitte erkennen, einen kraniokaudalen größeren und einen dorsoventralen kleineren. In Fig. 217 hat das Nierenbecken nur noch um die Hälfte seines kraniokaudalen Durchmessers zugenommen, der Ureter hat sich abermals mächtig verlängert; ein Vergleich mit der

Fig. 216 lehrt, daß diese Verlängerung hauptsächlich nur auf seinen kraniokaudalen Abschnitt kommt. Die Insertion des Ureters im engeren Sinne verhält sich in den einzelnen wiedergegebenen Rekonstruktionen verschieden, im Großen und Ganzen darf man aber sagen, daß sie in der Mitte des Nierenbeckens erfolgt.

Rechtes und linkes Nierenbecken zeigen häufig Unterschiede in der Entwickelung. SCHREINER (1902) fand bei mehreren Kaninchenembryonen eine ziemlich auffallend stärkere Entwickelung des linken primitiven Nierenbeckens. Bei Embryonen des Stadiums X (Erklärung siehe p. 325) beginnt sich das Nierenbecken derart zu drehen, daß

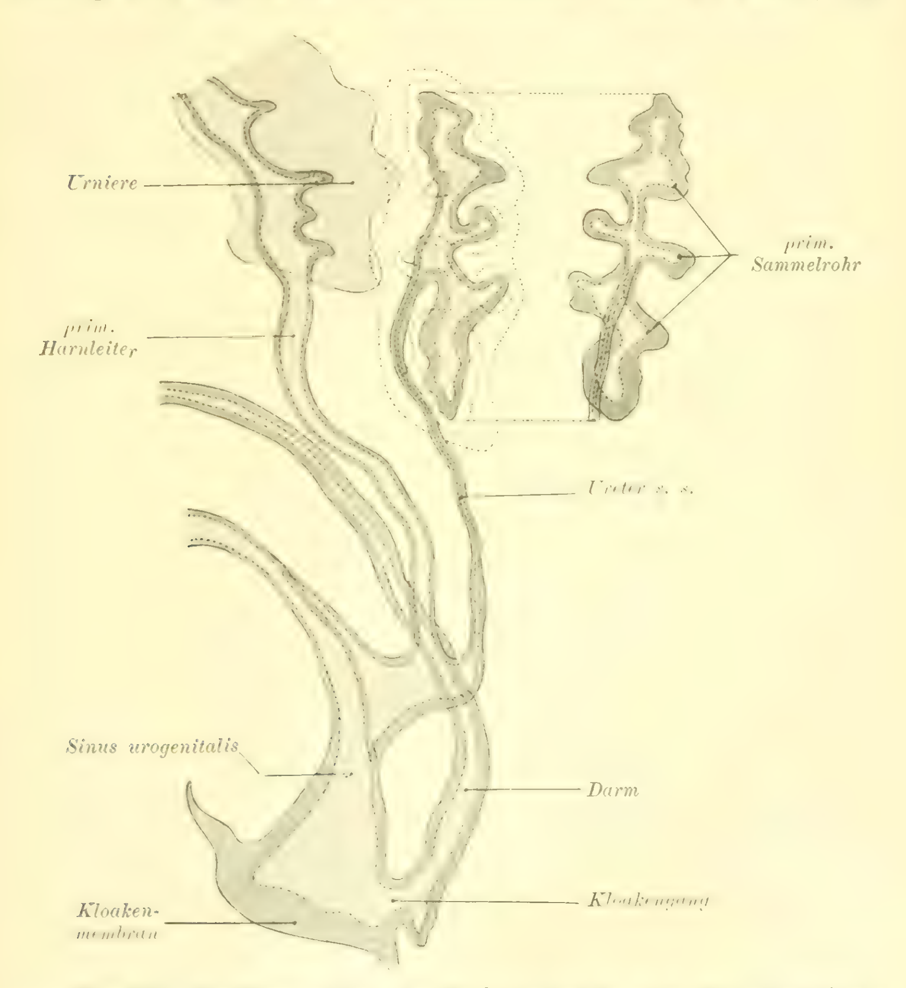


Fig. 217. Profilkonstruktion der Nachnierenanlage eines Kaninchenembryos des Stadiums XVI (siehe p. 336). Nach SCHREINER (1902). Vergr. 75 : 1. Fig. A ist von der Seite, Fig. B von der medialen und ventralen Seite gesehen. Die Nachnierenanlage ist mit dem primitiven Nierenbecken in die Höhe des kaudalen Urnierenpoles gelangt, der Hauptanteil am Längenwachstum kommt wieder dem Ureter im engeren Sinne zu. Aus dem Nierenbecken haben sich die ersten Paare von Sammelröhren entwickelt. Die Innenzone des metanephrogenen Gewebes hat sich in einzelne Abschnitte getrennt, welche den Sammelröhren resp. der kranialen und kaudalen Kuppe des Nierenbeckens aufsitzen.

seine dorsale Wand lateral, seine ventrale Wand medial zu liegen kommt. Mit dieser Drehung kommt das Nierenbecken in die Lage, welche es auch in dem erwachsenen Tiere einnimmt.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt der Mensch, auch bei ihm wächst die Ureterknospe zuerst rein dorsal und läßt (Fig. 218) später bei einem 5 Wochen alten Embryo (SCHREINER 1902) einen Stiel und ein Bläschen erkennen, das letztere erscheint in der Rekonstruktion weit und treibt bereits den kranialen und kaudalen Nierenbeckenschenkel. In Fig. 219 ist die ganze Nachnierenureteranlage stark in die Höhe gewachsen, aber auch hier zeigt der Ureter im engeren Sinne das stärkere Wachstum.

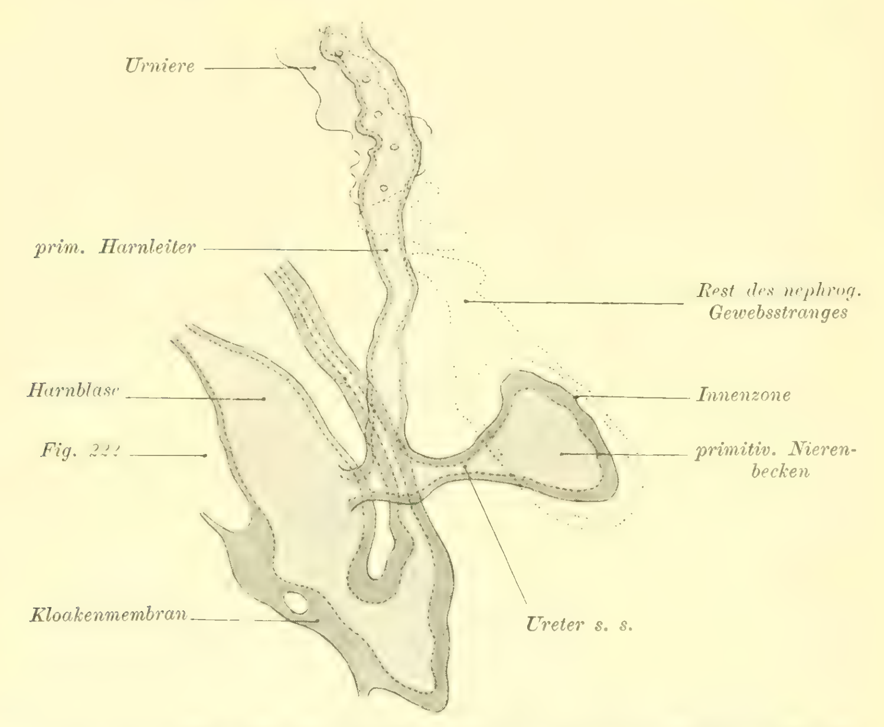


Fig. 218. Rekonstruktion der Nachnierenanlage eines menschlichen Embryos aus dem Anfang der 5. Woche. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 75 : 1. Die Nachnierenanlage hat sich in den Ureter im engeren Sinne und in das primitive Nierenbecken gesondert. Das kaudale Ende des nephrogenen Gewebsstranges hat sich frei gemacht und bildet die Außenzone des metanephrogenen Gewebes, um das primitive Nierenbecken tritt als dichtere Schicht die Innenzone des metanephrogenen Gewebes auf.

Die Drehung des Nierenbeckens beginnt bei Embryonen von 11,5 mm N.-S.-Länge (SCHREINER 1902), sie überschreitet bei 8-wöchentlichen Embryonen (HAUCH 1903) die spätere definitive Lage so, daß der Nierenhilus direkt medianwärts gerichtet ist, später folgt eine Drehung im entgegengesetzten Sinne, vielleicht unter dem Einfluß unterdessen geänderter Platzverhältnisse und es nimmt dann die Niere die definitive Lage wie beim Erwachsenen ein, indem sie ungefähr in der Mitte zwischen sagittaler und frontaler Richtung steht.

Beim Schwein erscheint die Ureteranlage viel plumper infolge des geringeren zwischen Kloake und kaudalem Urnierenpol zur Verfügung stehenden Raumes (Fig. 220). Das primitive Nierenbecken tritt bei Embryonen von 10 mm N.-S.-Länge auf (SCHREINER 1902), es ist sehr weit, sein kranialer Schenkel ist dem kaudalen bedeutend an Länge überlegen, ein Verhältnis, welches auch später, wie das Fig. 221 zeigt, beibehalten wird. Die Drehung der Niere um ihre Längsaxe beginnt bei Embryonen von 11,6 mm N.-S.-Länge (SCHREINER 1902).

Die Auskleidung des Ureters im engeren Sinne und des Nierenbeckens erfolgt bei allen daraufhin untersuchten Säugern durch ein

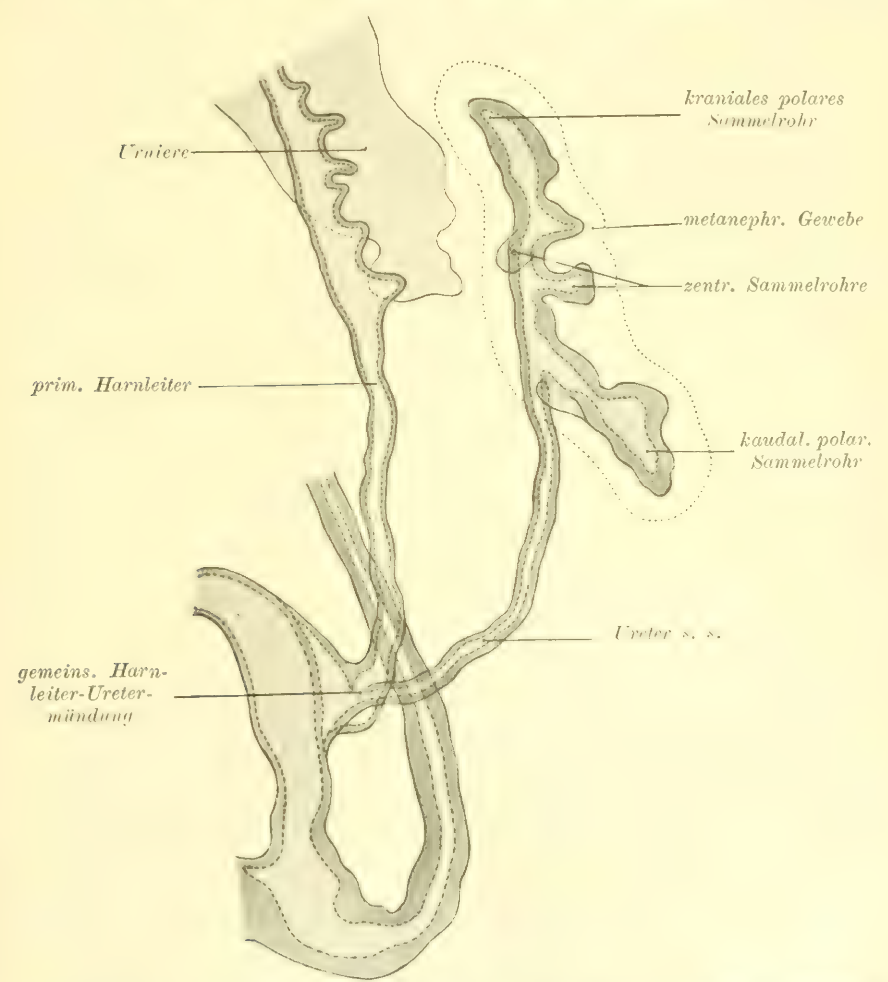


Fig. 219. Profilkonstruktion der Nachnierenanlage eines menschlichen Embryos von 11,5 mm N.-S.-Länge. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 75 : 1. Der Ureter im engeren Sinne hat sich verlängert. Das primitive Nierenbecken ist kranial- und kaudalwärts ausgewachsen und bildet die beiden polaren Sammelrohre erster Ordnung. Etwas oberhalb der Ureterinsertion werden die zentralen Sammelröhren erster Ordnung ausgestülpt. Das metanephrogene Gewebe umhüllt noch als ein Ganzes das primitive Nierenbecken.

einschichtiges Zylinderepithel (Schreiner 1902). Wenn auch bei sehr vielen Schnitten dieses auskleidende Epithel mehrschichtig erscheint, so geht doch aus der Art und Weise, wie sich die Kernteilungsfiguren verhalten, hervor, daß es sich an dieser Stelle um ein einschichtiges Epithel handeln muß.

Während des Auswachsens verändert der Nachnierenureter sein Verhältnis zum primären Harnleiter, die Ureterknospe liegt bei allen genau untersuchten Säugern an der dorsomedialen Seite des letzteren, im Laufe der Entwickelung wandert sie um die dorsale Wand des primären Harnleiters herum und mündet schließlich an der dorsolateralen Seite des letzteren (Riede 1887, Keibel 1896). Nur die

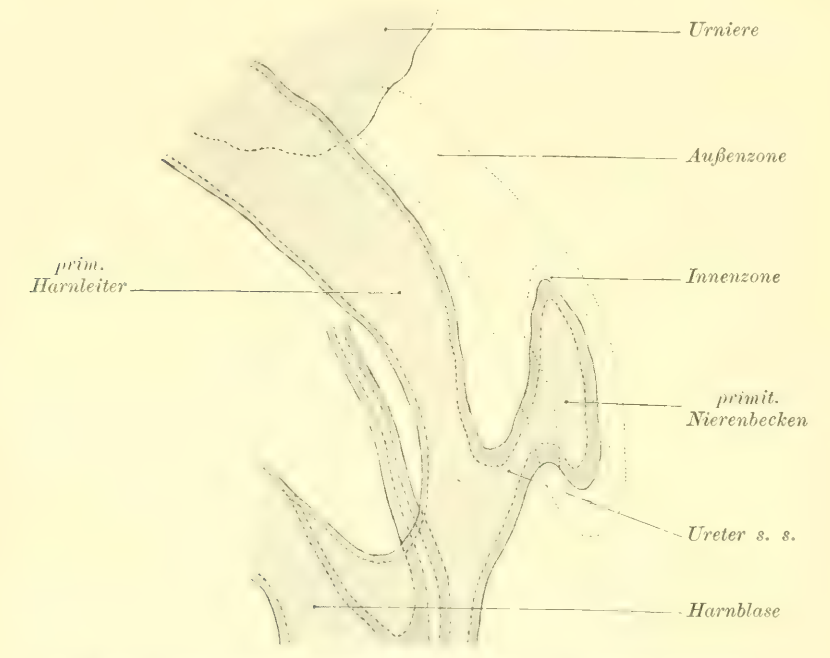


Fig. 220. Profilkonstruktion der Nachnierenanlage eines Schweineembryos von 10 mm N.-S.-Länge. Nach Schreiner (1902). Vergr. 75 : 1. Die Nachnierenanlage hat sich in das primitive Nierenbecken und den Ureter im engeren Sinne gesondert. Das Nierenbecken erscheint plump und läßt deutlich einen kranialen und einen kaudalen Nierenbeckenschenkel erkennen; der Ureter im engeren Sinne ist sehr kurz. Der nephrogene Gewebsstrang hat die Außenzone des metanephrogenen Gewebes gebildet, die Innenzone desselben ist als schmale Schicht um das primitive Nierenbecken entwickelt.

Beutler bewahren die ursprünglichen Verhältnisse, bei ihnen liegen die primären Harnleiter und Geschlechtsgänge lateral von den Uretern, die letzteren müssen auf ihrem Weg zur Harnblase zwischen den Geschlechtssträngen hindurchtreten (Keibel 1896, 1904). Was die genaueren Angaben anbetrifft, so mündet die Ureterknospe bei Mäuseembryonen von 3,7 mm N.-S.-Länge dorsomedial, bei Embryonen von 5,2 mm N.-S.-Länge dorsal und endlich bei Embryonen von 5,7 mm N.-S.-Länge lateral in den primären Harnleiter (Weber 1897). Bei dem Meerschweinchen liegt die Mündung des Ureters in

Embryonen 18 Tage nach dem letzten Wurf mediodorsal, bei Embryonen vom 23.—24. Tage nach dem letzten Wurf dorsal, bei Embryonen von 24 Tagen lateral (Weber 1897). Bei dem Schaf fand Riede (1887) den Ureter in Embryonen von 8 mm größter Länge dorsal, bei Embryonen von 10 mm größter Länge lateral in den primären Harnleiter münden. Bei dem Menschen liegt die Uretermündung in einem Embryo von 6,8 mm N.-S.-Länge dorsomedial (Piper 1900) und bei Embryonen von 7—8 mm größter Länge lateral (Hauch 1903), beim Maulwurf ist die Drehung bei Embryonen von 6,3 mm N.-S.-Länge vollendet (Weber 1897).

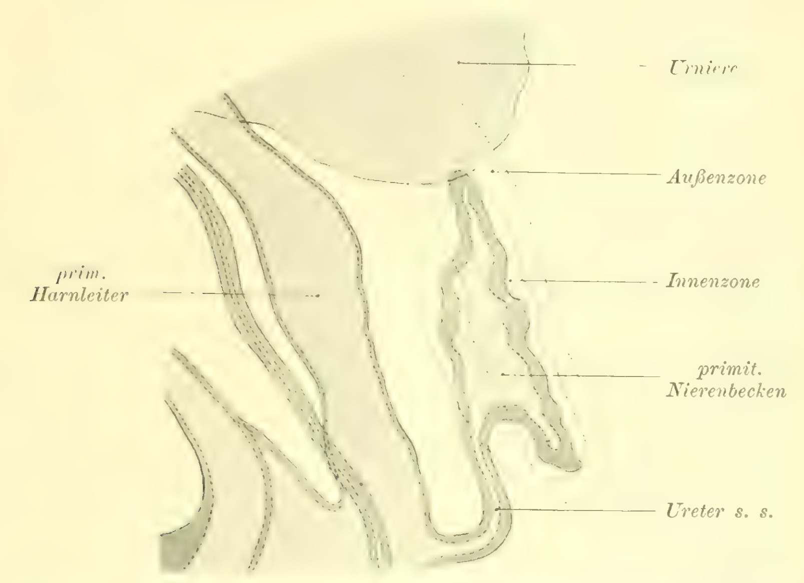


Fig. 221. Profilkonstruktion der Nachnierenanlage eines Schweineembryos von 11,6 mm N.-S.-Länge. Nach Schreiner (1902). Vergr. 75 : 1. Die Nachnierenanlage ist etwas in die Höhe gewachsen und hat den kaudalen Urnierenpol eben erreicht, das primitive Nierenbecken hat die polaren Sammelröhren entwickelt. Außenzone und Innenzone umgeben das Nierenbecken als konzentrische Schichten.

Gleichzeitig mit dieser Verschiebung des Ureters am primären Harnleiter bahnt sich die Trennung beider voneinander dadurch an, daß das horizontale Stück des primären Harnleiters, welches zwischen der Uretermündung und der Kloakenwand, resp. der Wand des Sinus urogenitalis liegt, in die Kloaken- resp. Sinuswand aufgenommen wird. Den Aufnahmeprozeß kann man in allen seinen Etappen bei sämtlichen Säugern verfolgen, zuerst tritt eine derartige Erweiterung dieses Harnleiterstückes ein, daß dasselbe wie eine Ausbuchtung der Kloake erscheint, das hat diesem Stück den Namen Kloakenhorn eingetragen, die Kloakenhörner sind identisch mit den Allantoisschenkeln von v. Mihalkovics (1895). Durch fortschreitende Erweiterung werden die Kloakenhörner mehr und mehr in die Kloakenwand aufgenommen, bis schließlich primärer Harnleiter und Ureter jeder für sich, mit eigener Oeffnung in die Kloake resp. Sinus urogenitalis ausmünden (Fig. 219). Später verschiebt sich durch excessives Wachstum des zwischen beiden Mündungen gelegenen Wandstückes die Uretermündung dorsal und

kommt in die Harnblasenwand zu liegen, während die primäre Harnleitermündung am alten Orte bleibt und in den Sinus urogenitalis mündet (siehe Harnblasenentwickelung). Bei einem menschlichen Embryo von 9,1 mm N.-S.-Länge liegt die Mündung des Ureters noch in der primären Harnleiterwand, aber dicht oberhalb ihrer Kloakenmündung, das gleiche Verhältnis zeigt ein Embryo von 11,5 mm N.-S.-Länge (Keibel 1896), erst bei Embryonen von 12 mm, 13 mm und mehr Länge rückt die Uretermündung in die Kloakenwand herab, lateral und in gleicher Höhe mit der Harnleitermündung. Beim Meerschweinchen (Weber 1897) verbindet sich der Ureter am 24. Tage nach dem letzten Wurfe noch mit dem primären Harnleiter, am 25. Tage erreicht er die Harnblasenanlage seitlich und etwas oberhalb der Mündung des primären Harnleiters, am 29. Tage sind beide Mündungen ein beträchtliches Stück auseinander gerückt. Bei Hyrax (Lonsky 1903) münden die Ureteren sogar am Scheitelteil der Blase ein.

Das metanephrogene Gewebe während der Entwickelung des Ureters und des primitiven Nierenbeckens.

Wir haben in dem ersten Abschnitt die Entwickelung des metanephrogenen Gewebes beschrieben, ohne dabei auf die gleichzeitig erfolgende Anlage des Nachnierenureters Rücksicht zu nehmen, welche zur Zeit des einheitlichen nephrogenen Gewebsstranges auftritt (Fig. 214). Die Ablösung des metanephrogenen Gewebes vom nephrogenen Gewebe vollzieht sich bei dem Kaninchen (Schreiner 1902) erst, wenn die Ureteranlage das Stadium der Fig. 215 erreicht hat. Anfänglich liegt das nephrogene Gewebe der ganzen Ureterknospe und dem primären Harnleiter innig an (Fig. 214), sobald erstere aber ihre dorsalwärts gerichtete Wanderung beginnt, wird es im 31. Segment mehr und mehr vom primären Harnleiter abgehoben und überzieht in diesem Segment schließlich nur noch die Ureterknospe, verfolgt man es in der Serie aufwärts, so nähert es sich im 30. Segment wieder dem primären Harnleiter und liegt ihm im 29. Segment bis zum kaudalen Urnierenpol wieder innig an. Es kommt dadurch zu einer geringen Drehung des nephrogenen Gewebsstranges, wie das ein Vergleich der Figg. 212, 214 und 215 zeigt. Sobald die Ureterknospe sich in das primitive Nierenbecken und den Ureter im engeren Sinne scheidet, überzieht das nephrogene Gewebe nur noch das Becken, der Ureter selbst bleibt vollständig frei und erhält nur an seiner Insertionsstelle am Nierenbecken einen Ueberzug von ihm. Während in dem Stadium der Fig. 214 noch keine besondere Differenzierung des nephrogenen Gewebes außer der dichteren Lage der Zellen an der dem Ureter resp. dem Nierenbecken benachbarten Seite zu beobachten war, kommt es mit der beginnenden Degeneration des nephrogenen Gewebes im 29. Segment gleichzeitig zu einer Differenzierung desselben in der unmittelbaren Umgebung des Nierenbeckens, d. h. im 31. Segment (Fig. 222). Die der Wand des Nierenbeckens zunächst liegenden Zellen ordnen sich zu einem epithelartigen Mantel an, während die äußeren Zellen sich konzentrisch um diesen Mantel schichten (Schreiner 1902); dieser Epithelmantel ist die Innenzone des nephrogenen Gewebes; mit der Ausbildung derselben setzt thatsächlich die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes ein, bevor die Degeneration des nephrogenen Gewebsstranges im 29. und 30. Segment und damit die Ab-

trennung des metanephrogenen Gewebes abgeschlossen ist. Die Innenzone beschränkt sich aber nur auf die Umgebung des Nierenbeckens, sie ist an seiner dorsalen Seite am stärksten ausgeprägt (Fig. 222) und verschwindet ganz allmählich gegen die Insertion des Ureters zu, so daß letztere thatsächlich nicht von der Innenzone umhüllt wird.

Die Degeneration des nephrogenen Gewebsstranges führt zu seiner völligen Unterbrechung im 29. Segment, hier entsteht also die erste Trennung zwischen mesonephrogenem und metanephrogenem Gewebe. Der Rest des nephrogenen Gewebes

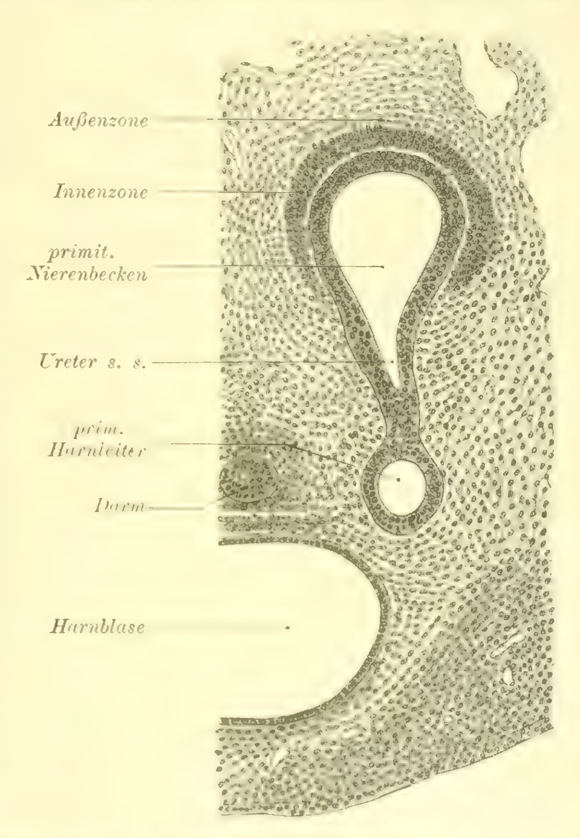


Fig. 222. Aus einem Querschnitt durch einen menschlichen Embryo vom Anfange der 5. Woche. Nach SCRHEINER (1902). Vergr. 120 : 1. Die Lage des Schnittes ist in Fig. 202 eingetragen, er trifft den Ureter im engeren Sinne zum Teil in seiner Wand und geht in schräger Richtung durch das Nierenbecken. Auf dem Nierenbecken liegt im Bogen die Innenzone des metanephrogenen Gewebes, sie ist ziemlich scharf abgesetzt, die Außenzone geht an der Peripherie allmählich in die Umgebung über.

im 31. Segment, welcher nicht zur Bildung der Innenzone verwendet wird und das ganze nephrogene Gewebe im 30. und 29. Segment, soweit es nicht degeneriert, bildet die Außenzone des metanephrogenen Gewebes.

Die Verhältnisse, wie ich sie oben besprochen habe, sind in den Figg. 214—216 dargestellt. In Fig. 214 wächst die Ureterknospe in das nephrogene Gewebe ein, verschiebt das untere Ende desselben dorsalwärts und beginnt so den bei der Urnierenentwickelung nicht aufgebrauchten Rest des nephrogenen Gewebes zu drehen; das nephrogene Gewebe selbst, in der Figur durch eine punktierte Linie bezeichnet, läßt in seinem Innern noch keine Differenzierung erkennen. In Fig. 215 hat sich um das jetzt ausgebildete Nierenbecken die Innenzone des metanephrogenen Gewebes ausgebildet (in der Fig. 215 durch die innere punktierte Linie angegeben); gleichzeitig ist die Degeneration des nephrogenen Gewebes in einem Teil des 29. Segmentes vollendet und der Rest des nephrogenen Gewebsstranges vom kaudalen Urnierenpol abgerückt; aus ihm entsteht die Außenzone des metanephrogenen Gewebes, in Fig. 215 durch die äußere punktierte

Linie dargestellt: wir erhalten so eine Innenzone von geringerer und eine Außenzone von mächtiger Ausdehnung. Durch die fortschreitende Degeneration im nephrogenen Gewebsstrang wird die Außenzone allmählich verkleinert und ist in Fig. 216 im Vergleiche zur Innenzone nicht mehr stärker entwickelt; wenn sie trotz der kaudalwärts fortschreitenden Degeneration immer in der gleichen Lage zu dem kaudalen Urnierenpol bleibt, so liegt das an dem Emporsteigen des Nierenbeckens, durch welches auch das metanephrogene Gewebe emporgetragen wird.

Mensch und Schwein zeigen, soweit das aus einer geringen Anzahl keine geschlossene Reihe bildender Stadien bestimmt werden kann, die gleichen Verhältnisse (Schreiner 1902).

Entwickelung der Sammelröhren.

Die Sammelröhren werden in verschiedenen Zeiträumen und in verschiedener Weise angelegt. Eine erste Generation entsteht durch Ausstülpung aus dem Nierenbecken, ich bezeichne sie als Sammelröhren 1. Ordnung, ihnen folgen die Sammelröhren 2. Ordnung, die gewöhnlich zu zweit aus einem Sammelrohr 1. Ordnung entstehen [1], diese wieder entwickeln Sammelröhren 3. Ordnung und so fort. Durch diesen fortschreitenden Ausstülpungsprozeß erreichen die Sammelröhren schließlich die äußerste Peripherie des Organes; die letzte Generation von Sammelröhren, welche keine neuen Sammelröhren mehr bildet, bezeichne ich als terminale Sammelröhren (Hamburger 1890). Sobald die neue Generation ausgestülpt ist und sich zur Entwickelung der nächstfolgenden anschickt, werden von der älteren Generation keine neuen Sammelröhren mehr gebildet. Ich komme auf diese Thatsache zurück, wenn wir die Bildung des definitiven Nierenbeckens und die Reduktion der Sammelröhren erörtern. Die Bildung der neuen Sammelröhren geht so vor sich, daß sich das Mutterrohr an seinem blinden Ende zu einem Bläschen (der Ampulle) erweitert, dann sinkt die der Peripherie der Niere zugekehrte Wand des Bläschens ein und teilt das Bläschen in zwei Teile, welche nach beiden Seiten hin auswachsen und die Tochtergeneration von Sammelröhren liefern.

Die genauere Beschreibung beginne ich auch hier unter teilweiser Benutzung der Arbeit von Schreiner (1902) mit den Verhältnissen bei dem Kaninchen. Im Stadium XIV (siehe p. 325), wenn das Nierenbecken mit dem ihn umgebenden metanephrogenen Gewebe beinahe den kaudalen Urnierenpol berührt, beginnen die ersten Seitenäste an der mittleren Partie des Nierenbeckens aufzutreten (Fig. 216), aber erst im Stadium XVI (die Schnauze beginnt vorzuspringen, von der ersten äußeren Kiemenfurche ist nur noch der mittlere Teil als äußere Ohröffnung erhalten, aus dem Gebiet des 2. Kiemenbogens erhebt sich die Ohrmuschel, die Verschlußmembran der primitiven Choane ist links nicht mehr ganz intakt, rechts äußerst dünn, die Hypophysentasche mündet auch jetzt noch in die Mundhöhle) sind sie deutlich als solche zu erkennen. Es sind, wie das

1) Die Beschreibung, daß sich der Ureter, um das Sammelrohrsystem zu bilden, fortwährend dichotomisch teilt, ist aus der systematischen Anatomie in die Entwickelungsgeschichte übergegangen, man spricht auch hier von einer dichotomischen Teilung, z. B. der Sammelröhren erster Ordnung, obgleich hier von einer Teilung nicht die Rede sein kann, es tritt keine Teilung ein, sondern es erfolgt ein geteiltes Auswachsen.

Fig. 217 B zeigt, 3 Paar von Seitenästen, jedes Paar besteht aus einem dorsomedial und einem ventrolateral verlaufenden Ast, der ventrolaterale mündet etwas weiter kaudal in das Nierenbecken als der dorsolaterale. In einem Embryo des Stadiums XVII (am Oberkiefer die erste Anlage der Schnurrhaare, erste Anlage des oberen Augenlides, beide Nasenhöhlen in offener Verbindung mit der Mundhöhle, Hypophysentasche nur noch durch einen soliden Strang mit der Mundhöhle in Verbindung) ist die Zahl der Seitenäste noch um ein Paar vermehrt worden; die Paare sitzen so, daß (Fig. 223) das Nierenbecken im Ganzen 10 Fortsätze erkennen läßt, die 4 Paare von Seitenästen und die beiden Pole des ehemaligen primären Nierenbeckens. Aus den beiden Polen können noch neue Seitenäste entstehen, so daß im ganzen die Zahl derselben auf 12—16 kommt, sie wären nach unserer Bestimmung sämtlich als primäre Sammelröhren zu bezeichnen. Die einzelnen Seitenäste, die anfangs (Fig. 217) unscharf gegen das primäre Nierenbecken abgegrenzt waren, sind jetzt scharf gegen dasselbe abgegrenzt, das Nierenbecken erscheint infolgedessen außerordentlich schlank, die blinden Enden der Seitenäste sind verschieden gestaltet, bald von dem gleichen Durchmesser wie der der übrigen Seitenäste, bald kugelig aufgetrieben, bald hutförmig. Letzterer Zustand leitet zur Teilung in die Sammelröhren 2. Ordnung über, welche bei 15 Tage alten Embryonen in größerer Zahl auftreten.

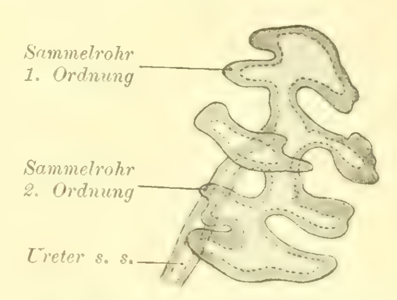


Fig. 223. Nierenbecken und Sammelröhren eines Kaninchenembryos des Stadiums XVII (siehe Text). Nach SCHREINER (1902), Vergr. 75:1. Im ganzen sind 4 Paare von Sammelröhren 1. Ordnung entwickelt. Die einzelnen Sammelröhren sind in die Länge gewachsen und beginnen Sammelröhren 2. Ordnung auszustülpen.

Bei dem Menschen verläuft (nach HAUCH 1903) die Entwickelung der Seitenäste des primären Nierenbeckens folgendermaßen: Bei einem Embryo von 10–12 mm größter Länge, 32–33 Tage alt, wächst das primäre Nierenbecken in einen kaudalen und einen kranialen Ast aus: ich will diese beiden Aeste als die polaren Sammelröhren 1. Ordnung bezeichnen. Die Länge dieser Aeste ist individuell sehr verschieden und auch nicht leicht zu bestimmen, weil sie sich anfangs nur unscharf gegen das Nierenbecken abgrenzen, sie erscheinen deswegen wie eine einfache Verlängerung desselben. Bei Embryonen von 11,5 mm Länge (SCHREINER 1902) sind neben den polaren Sammelröhren 1. Ordnung zwei mittlere entwickelt, welche ich als zentrale Sammelröhren bezeichnen will (Fig. 224), sie entspringen in der Nähe der Ureterinsertion (Fig. 219). Wenn ein Rückschluß von älteren Embryonen, bei denen man 2—4 primäre Pyramiden beobachten kann, erlaubt ist, so sind diese zentralen Sammelröhren nicht beständig; wenn sie vorhanden sind, läuft die eine mehr dorsolateral, die andere mehr ventromedial. Niemals treten sie gleichzeitig mit den polaren Sammelröhren auf, ich rechne sie aber trotzdem zu den Sammelröhren 1. Ordnung. Die Bildung der Sammelröhren 2. und folgender Ordnungen erfolgt kurze Zeit nach der Bildung der der 1. Ordnung. Die Zahl der Sammelröhren 2. und 3.

Ordnung kann zwischen zwei und vier schwanken, die Zahl der Sammelröhren 4. und folgender Ordnungen beträgt niemals mehr als zwei auf je eine ältere Generation. Die Sammelröhren von der 3. Ordnung an bilden die oben erwähnten Ampullen. Bei einem Embryo von ca. 2 cm größter Länge war der Ureter bereits 4mal verzweigt und besaß 20—30 Sammelröhren 5. Ordnung (HAUCH 1903), bei Embryonen von 3 cm lieferten fünf Verzweigungen 50—60 Sammelröhren 6. Ordnung, bei Embryonen von 6,5—7 cm Länge (12 Wochen) waren 7—9 Verzweigungen vorhanden, die Zahl der Sammelröhren 8.—11. Ordnung

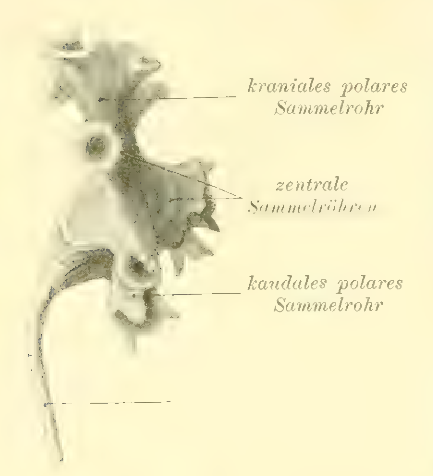


Fig. 224. Modell der ersten Ureterverzweigung eines menschlichen Embryos, $4^3/_4$ Monate alt. Nach HAUCH (1903). Vergr. 7:1. Der Ureter läßt deutlich die 4 Sammelrohre 1. Ordnung, die beiden polaren und die beiden zentralen, erkennen.

war nicht mehr mit Sicherheit zu bestimmen (HAUCH 1903). Die Neubildung von Sammelröhren erlischt schon im 5. Monat (HAMBURGER 1890), da TESTUT (1895) in der erwachsenen Niere 4—6000 terminale Sammelröhren auf die Basis einer Pyramide berechnet, so müßte sich die primäre Sammelröhre 11—12mal teilen, um diese Zahl zu erreichen, wobei ich in der Berechnung die Sammelröhren 2. und 3. Ordnung immer zu je dritt annehme; wir können also die Zahl sämtlicher Verzweigungen mit Sicherheit auf mindestens 11, wahrscheinlich auf 12—13 bestimmen. Die jeweilen jüngsten Sammelröhren erreichen stets die Peripherie des durch die Kapsel frühzeitig abgegrenzten Organs: es muß also während des Auswachsens des Ureterbäumchens eine fortwährende Vergrößerung des Organs und eine Erweiterung der Kapsel eintreten. Ob alle Sammelröhren 1. Ordnung die Maximalzahl von nachgebildeten Kanälchen erzeugen, ist durch den direkten Nachweis wohl kaum oder nur ungenau festzustellen. Dagegen läßt sich aus der Thatsache, daß die 4 primären Pyramiden nicht die gleiche Anzahl sekundärer Pyramiden bilden, der Schluß ziehen, daß in den Pyramiden mit der größeren Zahl sekundärer Pyramiden, das sind die beiden Polpyramiden, die Sammelröhren 1. Ordnung auch eine größere Zahl von Verzweigungen durchmachen.

Beim Schwein entstehen die ersten Anlagen von Sammelröhren bei Embryonen von 9,0 mm größter Länge mit 44—45 Ursegmentpaaren (KEIBEL 1897) als warzenförmige solide Verdickungen des Nierenbeckenepithels (SCHREINER 1902). Bei Embryonen von 15,5 N.-S.-Länge ist das Nierenbecken mit zahlreichen hohlen Sammelröhren 1. Ordnung besetzt, welche ihrerseits wieder Sammelröhren 2. Ordnung, gewöhnlich 2, ausschicken; auch diese entstehen zunächst als solide warzenförmige Verdickungen der Wand der Sammelröhren 1. Ordnung. Bei Embryonen von 46,7 mm S.-S.-Länge sind noch immer neue Teilungen zu beobachten; die terminalen Sammelröhren beobachtete HAMBURGER (1890) erst bei 14 cm langen Föten.

Bei dem Schaf entdeckte RIEDE (1887) die ersten Anlagen der Sammelröhren 1. Ordnung bei einem Embryo von 10,0 mm größter Länge. Bei der Maus wies WEBER (1897) in einem Embryo von 5,7 mm N.-S.-Länge eine 2malige Teilung des Ureters nach, bei 11 bis 12 mm langen Embryonen fand HAMBURGER (1890) 7 Generationen von Sammelröhren, bei einem Embryo von 22 mm endlich, das ist kurz vor der Geburt, erschienen die terminalen Sammelröhren. Bei dem Meerschweinchen traf WEBER (1897) in Embryonen 24 Tage nach dem letzten Wurf den Ureter bereits 3mal geteilt an. Bei Phoca fand CHIEVITZ (1897) in einem Embryo von 4,2 cm Länge bis zu den terminalen Sammelröhren 9—10 Teilungen, bei Embryonen von 14,3 mm Länge berechne ich im ganzen aus den Angaben von CHIEVITZ 13—14 Teilungen, von denen 6—7 auf das Nierenbecken, 7 auf die eigentliche Nierensubstanz kommen.

Anlage der Harnkanälchen aus dem metanephrogenen Gewebe.

Durch die radienförmig auswachsenden Sammelröhren und ihre Abkömmlinge wird die Innenzone des metanephrogenen Gewebes auseinander getrieben und schließlich in einzelne Stücke zerteilt, welche wie Kappen dem blinden Ende der jeweilen jüngsten Sammelröhren aufsitzen. Diese Kappen erscheinen ähnlich wie die Innenzone um das Nierenbecken auf dem Bläschenstadium (Fig. 222), sie bilden einen 2—3-schichtigen Epithelmantel um die Ampulle ihres Sammelrohres; der Mantel ist am dünnsten über der Mitte der Ampulle und gewinnt von da aus nach beiden Seiten an Stärke bis er je an der Uebergangsstelle der Ampulle in das eigentliche Sammelrohr mit wulstig verdicktem Rande endigt (Fig. 225, *3*). Alle metanephrogenen Kappen bilden mit ihren zugehörigen Ampullen eine periphere Rindenschicht um das zentral gelegene Nierenbecken (Fig. 225). Wenn aus den Ampullen dieser Sammelröhren neue Kanälchen peripheriewärts auszuwachsen beginnen, so verbreitert sich zunächst die Ampulle und mit ihr das metanephrogene Gewebe (Fig. 225, *1* u. *4*), dann wird zunächst die Kappe des metanephrogenen Gewebes geteilt, ihr folgt die Teilung der Ampulle und das Auswachsen der Sammelröhren der neuen Ordnung (Fig. 225, *2* u. *5*). Diese auswachsenden Sammelröhren werden die Teilstücke des metanephrogenen Gewebes vor sich hertreiben und von der Ampulle des älteren Rohres abheben; in dem Moment, wo letzteres die Kappe des metanephrogenen Gewebes verliert, verliert es auch die Fähigkeit neue Sammelröhren zu bilden, die Fähigkeit dazu ist an den Kontakt mit dem metanephrogenen Gewebe gebunden. Aus der metanephrogenen Kappe der Ampullen entwickeln sich jetzt die einzelnen Harnkanälchen in völliger Unabhängigkeit von dem System der Sammelröhren: das metanephrogene Gewebe ordnet sich derart, daß es an seinem wulstig aufgetriebenen Rande Zylinderzellen ausbildet, welche wie auf eine künftige Lichtung sich zentrieren (Fig. 225, *4*). Aus diesen Randwülsten entstehen die Harnkanälchen (Fig. 225), ganz gleich wie die Urnierenkanälchen aus dem nephrogenen Gewebsstrang, und zwar finden sich gewöhnlich immer nur 1—2 Anlagen auf einmal, welche sich an der Uebergangsstelle des Sammelrohrs in seine Ampulle gegenüber liegen (Fig. 225 *4*). Die Anlagen lösen sich sehr schnell von der metanephrogenen Kappe ab und liegen als Zellkugeln neben dem Sammelrohr; sind sie abge-

löst, so ergänzt sich die Kappe wieder, bildet abermals den Randwulst und der gleiche Prozeß beginnt zum zweiten Male; man kann die nacheinander gebildeten Zellkugeln am besten mit Tropfen vergleichen, welche sich in ununterbrochener Folge ablösen und in die Tiefe

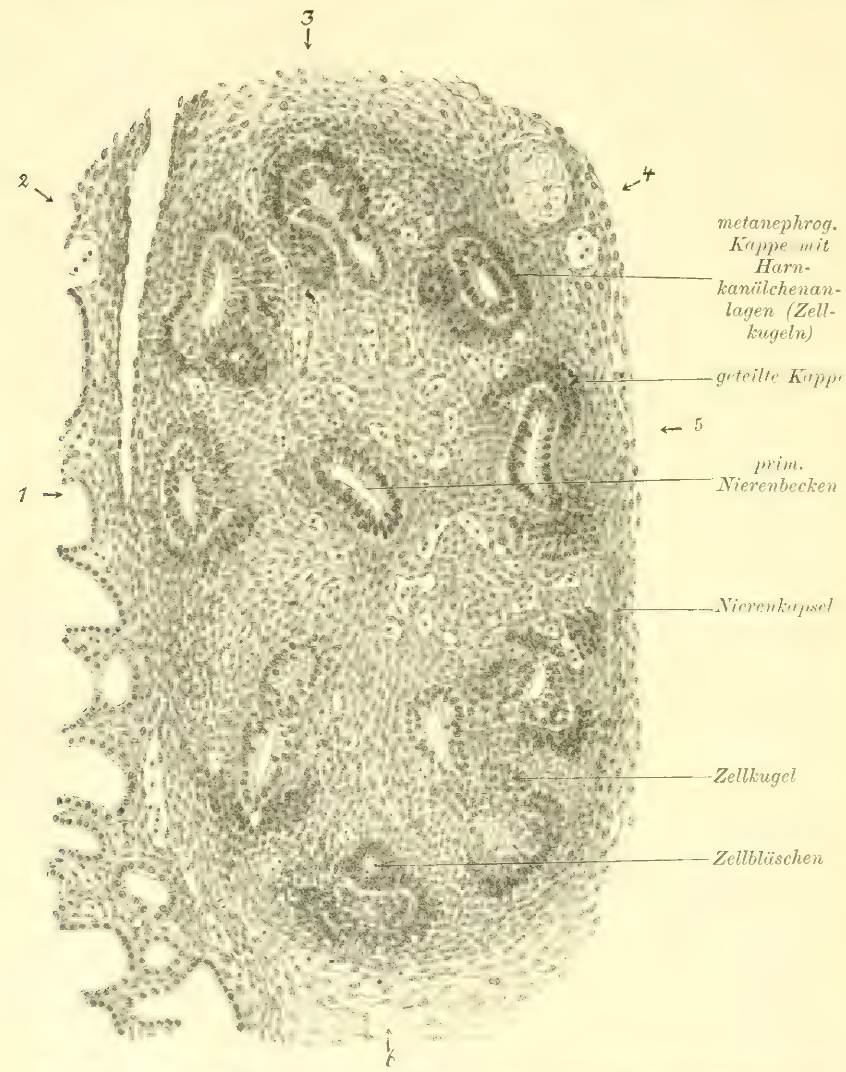


Fig. 225. Sagittalschnitt der linken Nierenanlage eines 15 Tage alten Kaninchenembryos. Nach Schreiner (1902). Vergr. ca. 150:1. Die Niere ist durch die sich ausbildende Kapsel gegen die Umgebung abgegrenzt, sie bildet ein ovales Organ mit vertikal gestellter längster Achse. In der Mitte des Ovales liegt das schmal gebliebene Nierenbecken, entlang der Peripherie sind die Ampullen der Sammelröhren mit ihren metanephrogenen Kappen wie ein Kranz angeordnet, die Ampullen und die metanephrogenen Kappen sind zum Teil in Teilung begriffen, an einzelnen Stellen sind Harnkanälchen in Bildung. Die Niere liegt dorsal von der Urniere, deren Kanälchen an der linken Seite der Figur teilweise dargestellt sind. Die arabischen Ziffern beziehen sich auf einzelne metanephrogene Kappen, welche im Texte besonders erwähnt sind.

sinken. Das Bild kann nur insofern eine falsche Auffassung auslösen, als eigentlich nicht von einem Sinken der älteren Kugeln; sondern von einer Ueberschichtung durch die jüngeren die Rede sein sollte; denn während sich Kugel auf Kugel ablöst, wird die metanephrogene Kappe durch die auswachsenden Sammelrohre immer wieder zur Peripherie Stufe für Stufe emporgehoben. Die jüngsten Sammelrohre liegen nahezu parallel der Oberfläche, so daß man eine der Nierenoberfläche und eine dem Nierenbecken zugewandte Seite unterscheiden kann. Die Ausbildung der Zellkugeln und ihre Ablösung tritt an der dem Nierenbecken zugewandten Seite zuerst ein; erst nachdem auf dieser Seite mehrere Harnkanälchen entstanden sind (SCHREINER 1902), oder die betreffende Ampulle neue Sammelröhren angelegt hat, treten auch an der gegen die Peripherie gekehrten Seite Harnkanälchenanlagen auf.

Die Zellkugeln gewinnen weiterhin eine Lichtung und wandeln sich dadurch zu Bläschen, den Nachnierenbläschen, um (Fig. 225, *6*). Anfangs wird das Bläschen von einem gleichartigen Zylinderepithel ausgekleidet (Fig. 226 a), dann beginnt sich dasselbe gegen die Ampulle des Sammelrohres zu strecken, sein Epithel wird ungleich hoch,

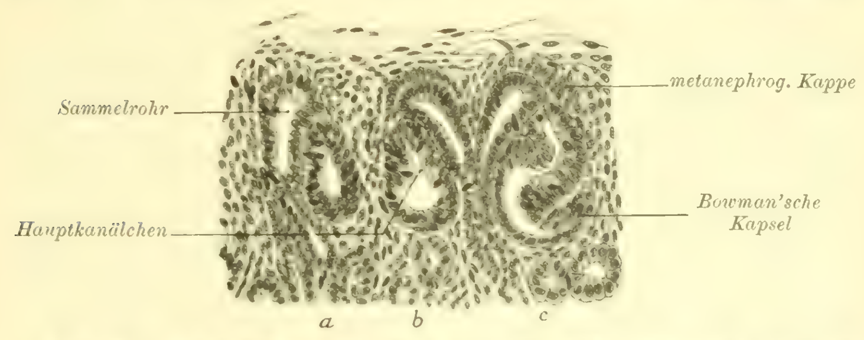


Fig. 226. Aus einem Schnitt durch die Niere eines menschlichen Fötus des 7. Monates. Nach SCHREINER (1902). Vergr. 195 : 1. In dem Schnitt sind 3 Sammelröhren mit ihren metanephrogenen Kappen dargestellt, zwischen ihnen liegen 3 Harnkanälchen (*a*, *b*, *c*) auf verschiedener Entwickelungshöhe. Kanälchen *a* beginnt sich zu strecken, Kanälchen *b* entwickelt eine T-förmige Lichtung und scheidet damit die Anlage des Hauptkanälchens von der der BOWMAN'schen Kapsel, Harnkanälchen *c* entwickelt bereits eine S-förmige Krümmung, der untere Bogen des S wächst zur BOWMAN'schen Kapsel aus.

die der Ampulle des Sammelrohres abgewandte Seite flacht sich ab, die Lichtung des Bläschens wird dadurch zunächst T-förmig (Fig. 226 b); den Grundbalken des T bezeichnen wir entsprechend unserer Nomenklatur bei der Vorniere und Urniere als Hauptkanälchen; aus dem Querbalken entwickelt sich durch das Auswachsen des vom Sammelrohr abgewandten Schenkels die BOWMAN'sche Kapsel (Fig. 226 c); in diesem Stadium tragen die Anlagen den wenig glücklich gewählten Namen der COLBERG'schen Pseudoglomeruli. Zum Schluß bricht das Hauptkanälchen in die Ampulle desjenigen Sammelrohres durch, aus dessen metanephrogener Kappe es entstanden ist (Fig. 227); der Durchbruch erfolgt gewöhnlich erst nach Anlage der BOWMAN'schen Kapsel (EMERY 1883). Das Harnkanälchen hat deutlich S-förmige Krümmung, man kann an ihm den oberen Bogen, welcher die Verbindung mit

dem Sammelrohr vermittelt, das Mittelstück und den unteren Bogen, welcher zur Bowman'schen Kapsel auswächst, unterscheiden (Fig. 227).

Da die unverbrauchten Reste des metanephrogenen Gewebes immer von den jeweilen jüngsten Sammelrohren zur Peripherie getragen werden, entsteht allmählich eine Schichtung der Harnkanälchenanlagen und wir sprechen von den Etagen, in welchen die Malpighischen Körperchen einer Niere liegen; die ältesten Harnkanälchenanlagen werden dem Hilus, die jüngeren der Peripherie näher liegen. So entsteht an der Peripherie eines jeden Sammelrohrsystems eine fast kontinuierliche Schicht jüngster Anlagen (Colberg'sche Pseudoglomeruli), die wir als neogene Zone (Hamburger 1890) bezeichnen. Die Nachnierenbläschen sind bei den einzelnen Arten verschieden geformt, bei dem Menschen eiförmig, bei dem Kaninchen dreieckig und bei dem Schwein niedrig und platt (Schreiner 1902).

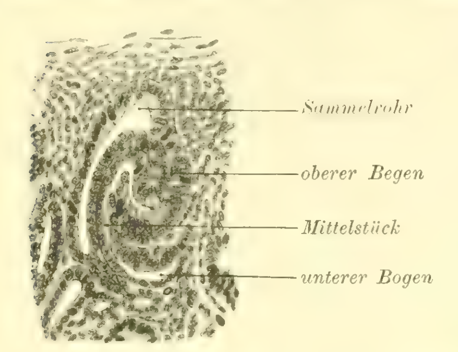


Fig. 227. Aus einem Schnitt durch die Niere eines menschlichen Fötus des 7. Monates. Nach Schreiner (1902). Vergr. 195:1. Das Harnkanälchen ist in das Sammelrohr durchgebrochen, es ist S-förmig gekrümmt, man kann an ihm unterscheiden den oberen Bogen, welcher die Verbindung mit dem Sammelrohre vermittelt, das Mittelstück und den unteren Bogen, welcher zur Bowman'schen Kapsel auswächst.

Bei dem Menschen findet man die ersten Nachnierenkugeln in Embryonen von 2 cm größter Länge; bei Embryonen von 3 cm Länge sind in der Peripherie Hauptkanälchen entwickelt, das heißt, die Anlagen sind in dem sogen. Pseudoglomerulusstadium; im Zentrum sind die ältesten Anlagen bereits in die Sammelröhren durchgebrochen. Bei dem Maulwurf sind in Embryonen von 6,3 mm N.-S.-Länge Anlagen von Harnkanälchen in der Nachniere vorhanden (Weber 1897). Bei der Maus besitzen 10 mm lange Embryonen Anlagen im Pseudoglomerulusstadium, daneben auch noch Anlagen im Zellkugelstadium (Hamburger 1890). Weiter findet Weber (1897) bei Meerschweinchenembryonen 24 Tage nach dem ersten Wurf die ersten Harnkanälchenanlagen, bei 29 Tage alten Embryonen sind bereits Glomeruli angelegt, die Malpighi'schen Körperchen aber noch nicht ausgebildet. Das Kaninchen besitzt auf Stadium XVII (p. 337) die ersten Spuren von Harnkanälchenanlagen, bei 15 Tage alten Embryonen finden sich Zellkugeln und Zellbläschen (Schreiner 1902). Bei dem Schwein zeigen Embryonen von 14,7 mm S.-S.-Länge noch keine Harnkanälchenanlagen, dagegen haben 16,0 mm lange Embryonen an den Ampullen der jüngsten Sammelröhren je zwei deutliche Anlagen (Schreiner 1902) entwickelt; beim Schaf stellt Riede (1887) bei 16 mm langen Embryonen die erste Anlage von Harnkanälchen fest. Bei Phoca fand Chievitz (1897) bei Embryonen von 10,5 mm N.-S.-Länge noch keine Harnkanälchenanlagen, dagegen waren bei Embryonen von 4,2 cm Länge die Bildung derselben in vollem Gange.

Untersucht man, in welchem Stadium der Ausbildung sich die Ureterverzweigung befindet zur Zeit, wenn die ersten Nachnieren-

kanälchen in das Sammelrohrsystem durchbrechen, wird man finden, daß bei den meisten Vertretern die Ausbildung von Harnkanälchen einsetzt, lange bevor die Ausbildung des Ureterbäumchens bis zur Bildung terminaler Sammelröhren gelangt ist; so sind, um nur zwei Beispiele zu erwähnen, bei einem menschlichen Embryo von 3 cm Länge die ersten Nachnierenkanälchen in die benachbarten Sammelröhren durchgebrochen, in diesem Embryo ist aber, wie wir das oben festgestellt haben, der Ureter erst bei der Ausbildung der 5. Verzweigung angelangt; bei der Maus hat sich der Ureter erst zum vierten Mal geteilt, wenn Harnkanälchen in seine Aeste durchbrechen (Hamburger 1890). Erwägt man nun folgende Thatsachen:

1) die ersten Harnkanälchen brechen beim Menschen in die Sammelröhren 5. Ordnung durch, es werden aber Sammelröhren mindestens bis zur 11. Ordnung gebildet;

2) die zuerst angelegten Sammelröhren werden bei der Ausbildung des erwachsenen Zustandes reduziert und bei dieser Reduktion werden mindestens die Sammelröhren 1.—3. Ordnung, wie wir weiter unten genauer darstellen werden, mit in die Bildung des definitiven Nierenbeckens einbezogen;

3) die gewundenen Harnkanälchen der erwachsenen menschlichen Niere brechen sämtlich in die Sammelröhren der Markstrahlen durch;

4) in den Markstrahlen finden sich sehr häufig keine, allerhöchstens zwei Teilungen der Sammelröhren, es brechen also die Harnkanälchen der erwachsenen Niere mindestens in Sammelröhren 10. Ordnung durch;

so wird sich uns von selbst die Frage aufdrängen, werden die Ausmündungen der Nachnierenkanälchen verlagert, oder werden bereits ausgebildete, in das Sammelrohrsystem durchgebrochene Harnkanälchen wieder zurückgebildet? Beide Fragen sind mit ja zu beantworten, auf die letzte Frage werde ich in dem Abschnitt Rückbildung der Nachniere besonders eingehen, es genügt an dieser Stelle kurz anzugeben, daß die Rückbildung sich höchstens an einer Etage Harnkanälchen vollzieht, also nicht diese weitgehende Verlagerung der Sammelröhrenmündungen in der erwachsenen Niere erklären kann. Ich nehme deshalb mit Hamburger (1890) und Chievitz (1897) an, daß bei dem Auswachsen einer neuen Generation von Sammelröhren aus der Ampulle der vorhergehenden die Mündungsstellen der Harnkanälchen mit emporgehoben werden. Es sprechen dafür zunächst Bilder, wie sie Hamburger (1890) bei Isolationspräparaten aus embryonalen Nieren der Maus erhalten hat. Fig. 228 giebt ein Sammelrohr wieder, in dessen linke Ampulle mindestens 3 Kanälchen einmünden, welche verschieden weit entwickelt sind und die deshalb zu verschiedenen Zeiten angelegt sein müssen; ich habe sie mit 1, 2 und 3 bezeichnet, 1 das älteste, 3 das jüngste Kanälchen. Dann wird durch unsere Annahme auch die T-förmige Figur, welche die Teilung eines Sammelrohres bildet, erklärt: denn die beiden auswachsenden neuen Sammelröhren werden durch die Belastung mit den älteren Harnkanälchen gegen den Hilus gezogen; ja die letzten Teilungen können so erfolgen, daß die auswachsenden Sammelröhren abwärts gebogen werden und so förmliche Arkaden bilden (Fig. 228). Auch bei dem Menschen hat Stoerk (1904) die Verhältnisse bei Embryonen mit Hilfe des Modelles untersucht und ist zu dem Resultate gekommen, daß das Verbindungsstück des Harnkanälchens während des gegen die Peripherie der Niere gerichteten Wachstums des Sammelrohr-

systems gleichmäßig mit in die Länge wächst, so daß das Verbindungsstück der ältesten Harnkanälchengeneration schließlich einen Weg zurücklegt, welcher der ganzen Dicke der Nierenrinde entsprechen kann. Ich gebe in Figur 242 p. 361 eine Abbildung Stoerk's wieder, welche zwei Harnkanälchenanlagen verschiedener Generation mit verschieden langen Verbindungsstücken darstellt.

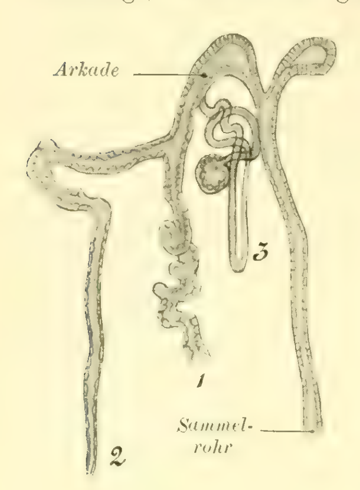


Fig. 228. Isoliertes Sammelrohr mit drei einmündenden Harnkanälchen aus der Niere einer 2 Tage alten Ratte. Nach Hamburger (1890). Vergr. 110:1. Die drei einmündenden Kanälchen sind verschieden weit entwickelt, entstammen also verschiedenen Etagen. Durch die Belastung mit Harnkanälchen wird die Richtung des Sammelrohres beeinflußt, es bildet einen gegen die Peripherie konvexen Bogen (Arkade).

Wir unterscheiden einfache und zusammengesetzte Nieren, einfache, welche nur aus einer einzigen Pyramide und dem zugehörenden Sammelrohrsystem bestehen, und zusammengesetzte, welche aus mehreren Pyramiden mit mehr oder weniger scharf voneinander getrennten Rindenpartieen, Renculi, sich zusammenfügen. Beide Gruppen unterscheiden sich in der Art und Weise, wie sie ihr Sammelrohrsystem entwickeln, und wie sie ihre neogene Zone ausbreiten. Bei den Säugern mit einfacher Niere ist die Anordnung des Ureterbäumchens von Anfang an eine gedrängte, die aussprossenden jüngsten Sammelrohre bilden miteinander spitze Winkel; die neu gebildeten Sammelröhren der zusammengesetzten Niere dagegen biegen unter fast rechtem Winkel von ihrer Mutterröhre ab. Bei der einfachen Niere werden die Harnkanälchen mit dem Auswachsen des Sammelrohrsystems bis zu den terminalen Sammelröhren in der Peripherie verlagert und münden schließlich nur in diese ein; bei der zusammengesetzten Niere bleiben die Harnkanälchen früher zurück und münden in die beiden letzten Generationen von Sammelröhren. Beide Verschiedenheiten bilden eine dritte aus, das ist die Verschiedenheit in der Ausbreitung der neogenen Zone. Infolge des spitzwinkligen Abganges der Sammelröhren und des Transportes sämtlicher Sammelröhren zur Peripherie beschränkt sich die neogene Zone der einfachen Niere auf die Peripherie des Gesamtorganes; infolge der fächerförmigen Ausbreitung des Sammelrohrsystems bei der zusammengesetzten Niere zerfällt die neogene Zone in mehrere und jede Teilzone bildet einen Halbkreis um das zu ihr gehörende Sammelrohrsystem; die neogenen Zonen breiten sich infolgedessen nicht bloß an der Peripherie der Niere aus, sondern dringen bis zum Nierenhilus vor und scheiden dadurch die ganze Nierenanlage in die verschiedenen Renculi (Figg. 229, 231).

Wir haben endlich noch zu bestimmen, wie lange aus dem metanephrogenen Gewebe Harnkanälchen gebildet werden. Toldt (1874) findet bei einem 7 Tage alten Kinde zwischen den Malpighi'schen Körperchen unmittelbar unter der Rinde noch vereinzelte Harnkanälchenanlagen auf dem Pseudoglomerulusstadium; da später keine

solche Anlagen mehr nachzuweisen sind und die Zahl der Malpighischen Körperchen konstant bleibt, können wir ungefähr mit diesem Tage die Periode der Neubildung von Harnkanälchen als abgeschlossen betrachten. Bei einem 3 Monate alten Kinde, welches also die volle Zahl von Harnkanälchen besitzt und bei dem auch die jüngsten Anlagen ihre Malpighi'schen Körperchen entwickelt haben, liegen diese in 14—18 Etagen übereinander (Toldt 1874); ich betrachte deshalb diese Zahl als endgiltige Summe der nacheinander gebildeten Harnkanälchengenerationen. Auch bei 5 Tage alten jungen Mäusen fand Hamburger (1890) noch zahlreiche Pseudoglomeruli in der neogenen Zone, es fällt deswegen bei der Maus ebensowenig wie bei dem Menschen der Abschluß der Neubildung von Harnkanälchen genau mit der Geburt zusammen. Das gleiche Ergebnis erhielt ich bei der Untersuchung der Nieren neugeborener Hunde und Katzen. Bei dem Kalb darf man nach Angaben von Vaerst und Guillebeau (1901) schließen, daß unter Umständen eine Neubildung von Harnkanälchen noch 6—8 Wochen nach der Geburt stattfinden kann.

Entwickelung der Malpighi'schen Pyramiden und der Columnae Bertini.

Der Aufbau der einzelnen Sammelrohrsysteme auf mehreren Sammelröhren 1. Ordnung muß dem sich entwickelnden Drüsenkörper der Nachniere eine bestimmte Architektonik aufzwingen. Ich bespreche diesen Aufbau an der am besten untersuchten Niere des Menschen und fuße dabei teils auf eigenen, teils auf den Untersuchungen von Hauch (1903).

Wir haben festgestellt, daß bei dem Menschen höchstens 2—4 Sammelröhren 1. Ordnung entwickelt werden, es können sich deshalb auch nicht mehr wie 4 Sammelrohrsysteme auf diesem Grundstock aufbauen. Sobald diese Systeme bei der Entwickelung der Sammelrohre der letzten Ordnungen angelangt sind, werden die zuerst gebildeten Sammelröhren der 2., 3. und 4. Ordnungen gruppenweise durch die um sie herumgelagerten Rindenpartieen zusammengedrängt, so, daß sich eine Art primitiver, später wieder verschwindender Marksubstanz ausbildet. Ein jedes der 4 Sammelrohrsysteme bildet mit der ihr zugehörenden Rindenpartie eine Malpighi'sche Pyramide (Fig. 229); da innerhalb dieser erstgebildeten primären Pyramiden sekundäre zur Ausbildung gelangen, bezeichne ich die 4 ersten Sammelrohrsysteme als primäre Malpighi'sche Pyramiden (Hauch 1903), sie kommen bei Embryonen der 9.—11. Woche, von 4—6 cm Länge, zur Ausbildung (Hauch 1903). Die Anordnung der primären Pyramiden ergiebt sich von selbst aus der Anordnung der Sammelröhren 1. Ordnung, wir haben 2 polare und 2 zentrale Pyramiden, letztere liegen dorsal und ventral in der Nierenmitte (Fig. 229). Da die einzelnen Sammelrohrsysteme fächerförmig angeordnet sind, und insbesondere die beiden polaren Pyramiden sich nach den freien Seiten stärker entfalten (Fig. 229), krümmt sich die ganze Niere um den Uretereintritt und bildet eine konvexe periphere und eine konkave Hilusseite aus; die ersten Ureterverzweigungen kommen dadurch in den Nierenhilus zu liegen; das zwischen ihnen und den ersten Harnkanälchen vorhandene Mesenchymgewebe entspricht der Ausfüllmasse des späteren Sinus renis. An der Peripherie je einer Pyramide liegen die neogenen Zonen. Da

der Mensch den breiten Verzweigungstypus in seinem Sammelrohrsystem ausbildet, stellen die neogenen Zonen der 4 primären Pyramiden Halbkugeln oder noch größere Kugelabschnitte dar. Die beiden

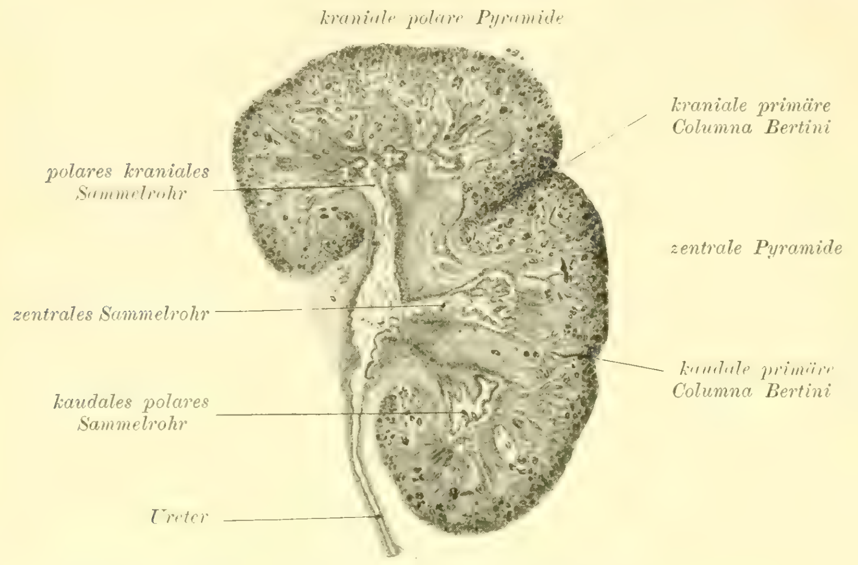


Fig. 229. Frontalschnitt der Niere eines menschlichen Embryos von 10 cm Länge, $3^3/_4$ Monate alt. Nach Hauch (1903). Vergr. 8:1. Auf den 4 Sammelröhren, von welchen in der Figur nur drei sichtbar sind, erheben sich 4 Pyramiden, jede Pyramide wird in ihrer Rindenpartie von einer neogenen Zone umgeben, die neogenen Zonen der beiden polaren Pyramiden stoßen an die der zentralen. Die neogenen Zonen von je 2 Pyramiden bilden mit dem zwischengelagerten Mesenchymgewebe eine primäre Columna Bertini.

polaren Pyramiden haben, weil sie nur an einer Seite durch die benachbarten zentralen Pyramiden behindert sind, mehr Platz zu ihrer Entfaltung, sie sind es hauptsächlich, welche durch ihre Ausbreitung die Zusammenkrümmung der Niere veranlassen; die zentralen Pyramiden dagegen stoßen kranial und kaudal an die polaren Pyramiden und in der frontalen Mittellinie an die der anderen Seite an, sie werden deswegen in ihrem Wachstum gehindert und erscheinen stark gedrückt (Fig. 229). Zwischen den einzelnen Pyramiden finden sich geringe Reste des Mesenchymgewebes, und diese bindegewebigen Streifen erstrecken sich zentralwärts bis zum Sinus renis. Zu beiden Seiten dieses Mesenchymstreifens ordnen sich die neogenen Zonen der an dieser Stelle zusammenstoßenden Pyramiden und auch sie kommen bis an den Sinus renis heran (Fig. 229). Diese bindegewebigen Streifen mit den beiden neogenen Zonen entsprechen den Columnae Bertini der erwachsenen Niere, ich bezeichne sie als primäre Columnae Bertini (Hauch 1903). Die Columnae Bertini entsprechen selbstverständlich in ihrer Anordnung der Verteilung der Pyramiden, sie erscheinen nacheinander in der 9.—10. Woche und sind in der 12. Woche deutlich ausgebildet; zuerst erscheint die kraniale horizontale Columna Bertini, dann folgt die frontale zwischen den beiden zentralen Pyramiden, und endlich die horizontale kaudale (Hauch 1903).

Die Ausbildung dieser primären Pyramiden wird sich nicht bloß in der Anordnung im Innern, sondern auch an der äußeren Oberfläche der Niere ausprägen, die Niere erscheint gelappt, die einzelnen Lappen sind gewölbt und kehren ihre Konvexität nach außen und die Furchen, welche sie begrenzen, entsprechen den im Innern gelegenen Columnae Bertini. Wir sehen deshalb in der jüngsten Niere die Lappung entweder aus 2 oder 4 Lappen bestehen, die trennende Furche zwischen den 2 primären Lappen liegt ungefähr in der Mitte des Organes, die trennenden Furchen bei 4 Lappen liegen entsprechend der oben festgestellten Anordnung der Columnae Bertini. Sobald die Ausbildung des Sammelrohrsystems der einzelnen Pyramide fortschreitet, werden sich entsprechend den ersten Verzweigungen Unterabteilungen ergeben.

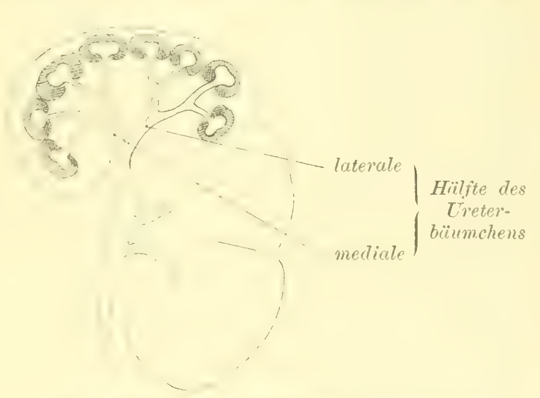


Fig. 230. Schema für die Entstehung der sekundären Columnae Bertini.

Ich habe in der Fig. 230 in die kraniale polare Pyramide die ersten Ureterverzweigungen eingetragen, man kann das ganze Ureterbäumchen schematisch in eine mediale und laterale Hälfte zerlegen, zwischen beiden liegt eine ziemlich breite Strecke mesenchymatischen Gewebes, die später fast vollständig von den sich entwickelnden Harnkanälchen ausgefüllt wird. Entsprechend den beiden Hälften des Ureterbäumchens tritt eine Teilung der primären Pyramide ein, beide Teilstücke gewinnen allmählich wieder Halbkugelgestalt und kehren sich schließlich ihre neogenen Zonen zu, so daß wir aber-



Fig. 231. Frontalschnitt der Niere eines menschlichen Embryos der 19. Woche, 17,5 cm lang. Nach HAUCH (1903). Vergr. 8 : 1. Die primären Pyramiden werden durch Auftreten der sekundären Columnae Bertini noch unvollkommen in sekundäre zerlegt.

mals eine Columna Bertini bekommen, welche aus einem mittleren schmäleren bindegewebigen Streifen und 2 Streifen junger Harnkanälchenanlagen besteht (Fig. 231). Die Teilung kann an allen 4 primären Pyramiden eintreten. Ich bezeichne diese neu sich bildenden Columnae mit Hauch (1903) als sekundäre Columnae Bertini, sie beginnen ihre Entwickelung bei Embryonen der 12. Woche von 6,5 bis 7 cm Länge (Hauch 1903) und sind in der 11.—19. Woche vollständig ausgebildet. Je nach der Zahl der Sammelröhren 2. Ordnung, welche aus den Sammelröhren 1. Ordnung hervorgehen, bekommen wir in einer primären Pyramide 2—3 sekundäre Columnae Bertini, sie unterscheiden sich von den primären nur durch die Ausdehnung, die primären reichen von der Peripherie bis zum Hilus, die sekundären finden in dem ersten Teilungswinkel der Sammelröhren 1. Ordnung ihr Ende. Durch die sekundären Columnae wird die primäre Pyramide in sekundäre zerlegt und ebenso der primäre Lappen an der Oberfläche aufs Neue gefeldert. Innerhalb der sekundären Pyramiden können sich wenigstens in den polaren Pyramiden abermals neue Columnae, tertiäre Columnae Bertini, ausbilden, welche die sekundären Pyramiden wieder in tertiäre teilen können. Die tertiären Columnae gelangen meistens an die Oberfläche, schreiten dagegen zentralwärts nicht sehr weit fort, so daß gewöhnlich eine deutliche Ausbildung tertiärer Lappen an der Oberfläche, aber eine undeutliche Aufteilung der sekundären Pyramiden zur Beobachtung gelangen. Aus diesem Verhalten erklärt es sich, warum so häufig Lappenzahl und Pyramidenzahl nicht übereinstimmen. Man findet sehr oft in den histologischen Lehrbüchern den Aufbau der Niere so dargestellt, daß mehrere Pyramiden sich zu einer einzigen vereinigen können; die Entwickelungsgeschichte lehrt, daß gerade der umgekehrte Weg eingeschlagen wird, vorher einheitliche Pyramiden werden nachträglich in mehrere, allerdings manchmal nur unvollkommen zerlegt; die allmählich mit der Entwickelung zunehmende Zahl der Lappen und Pyramiden hätten von selbst auf diese Deutung führen können. Die Variabilität in der Zahl der Pyramiden und Lappen hängt von der verschiedenen Ausbildung der sekundären und tertiären Columnae Bertini ab.

Was die genaueren Angaben über die Zahl der Lappen in den verschiedenen Altersperioden anbetrifft, so ist zu sagen, daß bei Embryonen der 9. Woche von 4 cm Länge 4 Lappen vorhanden sind (Hauch 1903), in der 10. Woche (Rathke 1828, Burdach 1828) bis 19. Woche (Hauch 1903) beträgt die Zahl der Lappen 4—8, in der 20.—30. Woche bei Embryonen von 19—20 cm Länge 14—30, später scheint die Zahl der Lappen nicht mehr zuzunehmen, das hängt mit der Thatsache zusammen, daß nicht mehr als 3 Generationen von Columnae Bertini entwickelt werden. Die Lappung ist höchstens bis zum 4. Lebensjahre vorhanden, kann aber ausnahmsweise dauernd bestehen bleiben (Toldt 1874).

Bei dem Rind fand Hauch (1903) in einem 7 cm langen Embryo eine Niere mit 6—7 schwach ausgebildeten Lappen, welche in ihrem Innern weder Pyramiden noch Columnae aufwies, das mag mit dem Umstand zusammenhängen, daß bei dem Rinde sich mehr primäre Pyramiden anlegen als bei dem Menschen. Infolgedessen werden die einzelnen Pyramiden kleinere Kugelabschnitte darstellen, welche sich gegenseitig in ihrer Entfaltung behindern und deswegen ihre neogene

Zone nur an der der Peripherie zugewandten Seite aufbauen, darum die oberflächliche Trennung in Lappen, darum die Nichtentwickelung von Columnae Bertini und mit ihr die ausbleibende Abgrenzung im Innern. Erst, wenn mit der Entfaltung des Ureterbäumchens unter Vergrößerung des ganzen Organes die einzelnen Pyramiden auseinander weichen, gewinnen sie Raum genug, um größere Kugelabschnitte auszubilden, können sich ihre neogene Zone auch im Innern des Organes entfalten und damit Columnae Bertini ausbilden. Mit meiner Erklärung stimmt auch die weitere Beobachtung HAUCH's überein, daß bei 18 cm langen Embryonen deutliche Columnae und damit auch deutliche Pyramiden vorhanden sind. Außerdem läßt dieser Embryo eine zunehmende Zahl der Lappen (14—17) erkennen, denen auch eine größere Anzahl von Columnae entspricht, so daß bei dem Rind wie bei dem Menschen eine Bildung von sekundären Columnae angenommen werden darf, welche die primären Pyramiden in sekundäre teilen.

Beim Schwein ist das primitive Nierenbecken größer als bei dem Menschen und dem Kaninchen infolge des stärkeren Auswachsens des kranialen Schenkels. Die primären Sammelröhren entspringen in größerer Zahl von dem konvexen Rande des Nierenbeckens und verlaufen nahezu parallel zu einander, selbstverständlich sind dann auch die Ureterbäumchen und die mit ihnen sich ausbildenden Pyramiden einander parallel gestellt und es bleibt infolgedessen eine Lappung an der Oberfläche aus oder tritt nur ganz vorübergehend auf (TOLDT 1874), ebenso wie im Innern zunächst keine Columnae Bertini angelegt werden; trotzdem zerfällt die Schweineniere in ebenso viele Pyramiden wie Sammelröhren 1. Ordnung angelegt werden.

Das definitive Nierenbecken und Reduktion von Sammelröhren.

Die primären Pyramiden werden im Laufe der Entwickelung dadurch verändert, daß das definitive Nierenbecken sich ausbildet. Wir hatten bei der Entwickelung des Nachnierenureters festgestellt, daß die auswachsende Ureterknospe aus einem Endbläschen und einem Stiel besteht; das Endbläschen hatten wir als primitives Nierenbecken, den Stiel als Ureter im engeren Sinne bezeichnet. Das primitive Nierenbecken bildete dann einen kranialen und kaudalen Schenkel, welche zu den beiden polaren Sammelröhren 1. Ordnung auswuchsen; aus der mittleren Partie des Beckens entwickelten sich nachträglich die beiden zentralen Sammelröhren 1. Ordnung. Durch Abgabe von Aesten und infolge einer Streckung verengt sich nachträglich das Nierenbecken und erscheint namentlich gegenüber den weiten Sammelröhren 1. Ordnung außerordentlich eng, ja an der Stelle des Ueberganges zum Ureter im engeren Sinne kann man Schnitte treffen, an welchen die Lichtung nur noch durch die radiäre Anordnung der Zellen bestimmbar ist. Vergleichen wir dieses primitive Nierenbecken mit dem der ausgewachsenen Niere, so fällt uns außer dem Weitenunterschiede die Differenz in der Zahl der einmündenden Sammelröhren auf. Anstatt der 4 primären Sammelröhren 1. Ordnung, welche in das embryonale Becken münden, können in das Nierenbecken des Erwachsenen über 100 Sammelröhren ihren Ausgang nehmen. Die Differenz könnte zunächst verursacht werden durch eine nachträgliche Neubildung von Sammelröhren 1. Ordnung, wie

wir sie ja bei der nachträglichen Bildung der beiden zentralen Sammelröhren festgestellt haben: allein alle auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen haben ein negatives Resultat ergeben (Schweigger-Seidel 1865, Riedel 1874, Kölliker 1879). Wir müssen uns also nach einer anderen Quelle der Vermehrung umsehen, und die ist gefunden in der sogen. Reduktion der zentral gelegenen Sammelröhren. Die zur Reduktion bestimmten Sammelröhren werden zunächst ad maximum erweitert und dann allmählich in das primitive Nierenbecken einbezogen; das definitive Nierenbecken entspricht also dem primitiven plus den einbezogenen Sammelröhren. Die Reduktion der Sammelröhren tritt in der Niere der einzelnen Säugetiere ganz verschieden auf und geht verschieden weit, sie ist es, welche die verschiedene Form der Niere bei den einzelnen Säugetieren bedingt. Wir haben oben festgestellt, daß die Entwickelung sämtlicher Nieren bis zu einem gewissen Punkte vollständig gleich verläuft, so daß man es der sich anlegenden Niere auf einer bestimmten Entwickelungsstufe nicht ansehen kann, ob sie sich zu einer geteilten oder ungeteilten Niere ausgestaltet, d. h. ob sie nur eine oder mehrere Pyramiden ausbildet; erst mit der Reduktion der Sammelröhren entwickelt sich der Unterschied zwischen den beiden Typen. Die Reduktion beginnt regelmäßig zentral und schreitet gegen die Peripherie vor; beginnt sie an der ersten Ureterteilung, am kranialen und kaudalen Nierenbeckenschenkel, haben wir eine ungeteilte Niere zu erwarten; beginnt sie an der zweiten oder den folgenden Teilungen des Ureters, wird mit Notwendigkeit eine geteilte Niere das Endergebnis darstellen (Chievitz 1897). Ich gebe zunächst im Nachfolgenden eine Uebersicht über das Vorkommen der geteilten und ungeteilten Nierenform nach der Zusammenstellung von Chievitz (1897).

Ungeteilte Nieren besitzen: Die Ordnungen der Monotremen, Marsupialier, Insektivoren, Chiropteren, Edentaten, Rodentier und Prosimier.

Geteilte Nieren haben: Die Ordnungen der Proboscidier, Pinnipedier und Cetaceen.

Beide Formen kommen vor: Bei den Ordnungen der Ungulaten sowohl den Perissodactyliern als den Artiodactyliern, den Carnivoren und den Primaten, doch überwiegt bei allen die ungeteilte Form.

Man kann also feststellen, daß die ungeteilte Form weitaus die häufigere ist, am stärksten geteilt sind die Nieren der Delphine, bei welchen es zur Ausbildung von mehr als 200 Calyces kommt (Chievitz 1897).

Die Reduktion leitet sich durch eine Erweiterung des primitiven Nierenbeckens und sämtlicher Ureteräste bis zur peripheren Grenze der Reduktion ein. Die Erweiterung befällt alle diese Gebilde gleichmäßig, gleichgiltig, ob sich ein geteilter oder ein ungeteilter Typus entwickelt, d. h. gleichgiltig, ob alle Sammelröhren zwischen Nierenbecken und peripherer Reduktionsgrenze in das definitive Nierenbecken einbezogen werden. Die zentrale Reduktionsgrenze macht sich schon frühzeitig durch die Ausbildung der Calyces und Fornices geltend.

Die menschliche Niere entwickelt sich nach dem geteilten Typus, die Erweiterung der Ureterverzweigung beginnt ziemlich gleichmäßig an dem Nierenbecken und den Sammelröhren 1. und 2. Ordnung und ist vollständig bei Embryonen in der 9. Woche von 4 cm Länge

(HAUCH 1903) entwickelt. Die Reduktion setzt dicht unterhalb der Teilung der Sammelröhren 2. Ordnung in die 3. Ordnung ein, hier beginnt die Calyxbildung mit einer auffallenden bläschenförmigen Erweiterung, der Erweiterung folgt sehr schnell eine schüsselförmige Ausbuchtung ihres peripheren Randes und damit die Bildung des Fornix. Die periphere Grenze, bis zu welcher die Reduktion fortschreitet, ist nicht mit Sicherheit zu bestimmen, man kann sie aber mit einiger Zuverlässigkeit berechnen, wenn man die Zahl der Mündungen der Ductus papillares an der Papille der Niere des Erwachsenen bestimmt, sie beträgt bei der ungeteilten Pyramide in maximo 20—30, erwägt man ferner, daß die ungeteilte Pyramide in den Calyx major, also in eine Sammelröhre 1. Ordnung eingesetzt ist, so muß die Reduktion bis zu den Sammelröhren 4. Ordnung fortschreiten, wenn — bei einer Dreiteilung der Sammelröhren 1. Ordnung angenommen — 24 Sammelröhren 5. Ordnung in den Calyx münden sollen. Nimmt man nur eine Zweiteilung der Sammelröhren 1. Ordnung an, so müßte die Reduktion noch die Sammelröhren 5. Ordnung umfassen, dann würden sich 32 Sammelröhren 6. Ordnung in den Calyx ergießen. Wir werden also kaum irren, wenn wir die periphere Grenze auf die Sammelröhren 4. oder 5. Ordnung legen.

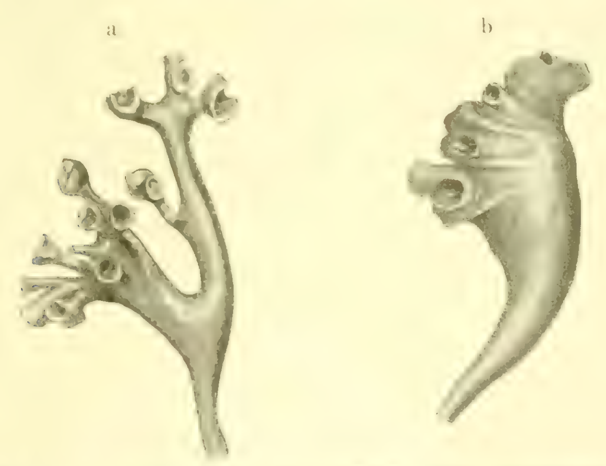


Fig. 232 a u. b. Ausgüsse von Nierenbecken zweier erwachsener Menschen. Nach HAUCH (1903). Verklein. 3 : 5. a zeigt die ramifizierte, b die ampulläre Form des Nierenbeckens.

Die menschliche Niere bietet insofern noch besonderes Interesse, als bei ihr noch die Uebergänge zu der ungeteilten Form zu beobachten sind. Der ersten Reduktion kann nämlich noch eine zweite folgen, welche vom Nierenbecken ausgeht und die Sammelröhren 1. Ordnung ganz und die 2. Ordnung bis auf ihre Fornices reduziert, es sitzen dann die letzteren dem außerordentlich plumpen Nierenbecken direkt auf. Der einfache und der doppelte Reduktionsprozeß erzeugt natürlich ganz verschiedene Beckenformen, deren Extreme ich nach LEGUEU (1891) als ramifiziertes und ampulläres Nierenbecken bezeichne. Aus den zahlreichen und sorgfältigen Abbildungen HAUCH's (1903) habe ich in Fig. 232 zwei Nierenbeckenausgüsse ausgewählt, welche die Unterschiede auf das deutlichste

zeigen. Die Form des Nierenbeckens wird selbstverständlich auch von dem Längenwachstum der einzelnen Sammelröhren 1. und 2. Ordnung nach vollendeter einfacher Reduktion abhängen, die Verschiedenheit desselben erzeugt alle Uebergänge zwischen den Figg. 232a und b.

Wir haben oben festgestellt, daß sekundäre und event. tertiäre Columnae Bertini in einer primären Pyramide auftreten können, die sekundären Columnae verfolgten wir bis an den Teilungswinkel der Sammelröhren 2. und 3. Ordnung, die tertiären bis zu der entsprechend höheren Etage. Wenn aber auf jeden Fall die Sammelröhren der 4.—6. Ordnung dem Reduktionsprozeß anheim fallen, so können auch die sekundären und tertiären Columnae den Sinus renis erreichen und so sekundär die Charaktere erwerben, welche nur den primären Columnae zukommen, d. h. sie werden sich von der Peripherie bis zum Sinus renis erstrecken. Erreichen aber die sekundären und tertiären Columnae den Sinus, werden die primären Pyramiden bis zu ihrer Spitze vollständig geteilt und es können so aus einer primären Pyramide bis zu 9 sekundäre resp. tertiäre entstehen. Da mit der gegen die Peripherie fortschreitenden Ausbreitung des Sammelrohrsystems — wie wir weiter unten feststellen werden — auch sämtliche Harnkanälchenanlagen peripheriewärts verlagert werden, so brauchen selbstverständlich nicht alle nachgebildeten Columnae bis an den Sinus zu gelangen, und es erklärt sich daraus einmal die ungemeine Variabilität der Pyramidenzahl, andererseits die mannigfache Form der Pyramiden, die zusammengesetzten Pyramiden, die Brücken zwischen 2 Papillen und so weiter (P. Müller 1883, Maresch 1896, Hauch 1903). Die definitive Zahl der Papillen erreichen wahrscheinlich bereits Embryonen des 3.—4. Monats (Toldt 1874). Damit ist aber nicht gesagt, daß auf diesem Zeitpunkt der Reduktionsprozeß sein Ende findet, er verlangsamt sich nur, und ist selbst bei Neugeborenen noch in Spuren nachweisbar. Ich komme zu diesem Schluß, gleich wie Hauch (1903), durch die Angaben P. Müller's (1883), daß die Ductus papillares in kleine Grübchen, welche an der Oberfläche der Papille liegen, münden; da diese Grübchen später verschwinden, so können diese wohl nicht gut anders denn als Reste der letzten der Reduktion anheim fallenden Sammelröhren angesehen werden.

Fig. 233.

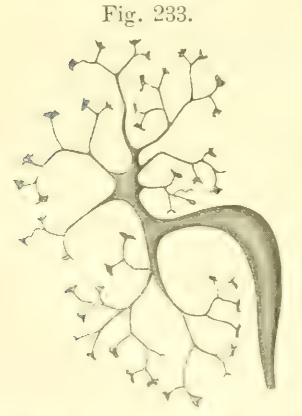


Fig. 234.

Fig. 233. Korrosionspräparat des linken Nierenbeckens einer Phoca vitulina von hinten gesehen. Nach Chievitz (1897). Auf $^3/_4$ verkleinert. Der Ureter teilt sich vielmals, ehe er zur Calyxbildung schreitet. Beispiel einer weit peripher einsetzenden Reduktion der Sammelröhren.

Fig. 234. Korrosionspräparat eines Fiber zibethicus nach Hyrtl (1870), zur Demonstration einer Niere des unverästelten Typus mit an dem Nierenbecken beginnender Reduktion. Natürl. Größe.

Bei Phoca, um einen Typus mit reich verästigter Niere zu besprechen, beginnt nach Chievitz (1897) der Reduktionsprozeß an den Sammelröhren 6. und 7. Ordnung, seine periphere Grenze ist nicht

bekannt. Infolgedessen können in der Niere des Seehundes bis zu 140 Calyces und ebenso viele Renculi auftreten (Fig. 233); selbstverständlich können nicht alle Renculi an der Oberfläche der Niere gelagert sein, es kommen neben peripheren zahlreiche zentrale Lappen vor (Fig. 233).

Bei der Maus endlich, als Typus der einfachen Niere, beginnt die Reduktion an den Sammelröhren 1. Ordnung, welche vollständig verschwinden, das primitive Nierenbecken wird zum Calyx, der kraniale und kaudale Nierenschenkel bilden den Fornix (HAMBURGER 1890) (Fig. 234). Die Schafsniere (CHIEVITZ 1897) entwickelt sich zunächst nach dem Typus der geteilten Niere. Bei Embryonen von 8, 12 bis 14 cm Länge treten an den Sammelröhren 2. Ordnung die Calyxbildungen auf, so daß die Niere zunächst deutlich einen verästigten Typus zeigt. Bei Embryonen von 18 cm Länge sind dagegen die Sammelröhren 1. und 2. Ordnung nicht mehr vorhanden, alle Ductus papillares münden auf einer einziger Papille. Dieser Vorgang ist wohl nicht anders zu erklären, als wie wir es oben bei der Erklärung der ampullären Form des menschlichen Nierenbeckens gethan haben: dem ersten Reduktionsprozeß, welcher von den Sammelröhren 2. Ordnung seinen Ausgang nimmt, ist ein zweiter gefolgt, der am Nierenbecken beginnt und die Sammelröhren 1. und 2. Ordnung samt den Calyces mit in dasselbe einbezog. Hier hätten wir also in der That ein Beispiel dafür, daß eine größere Papille sekundär durch Verschmelzung mehrerer kleiner entsteht. Dafür spricht auch der Umstand, daß wir in der zusammengesetzten Papille dieses Embryos die aus den einzelnen Pyramiden stammenden Anteile durch dickeres Bindegewebe getrennt finden.

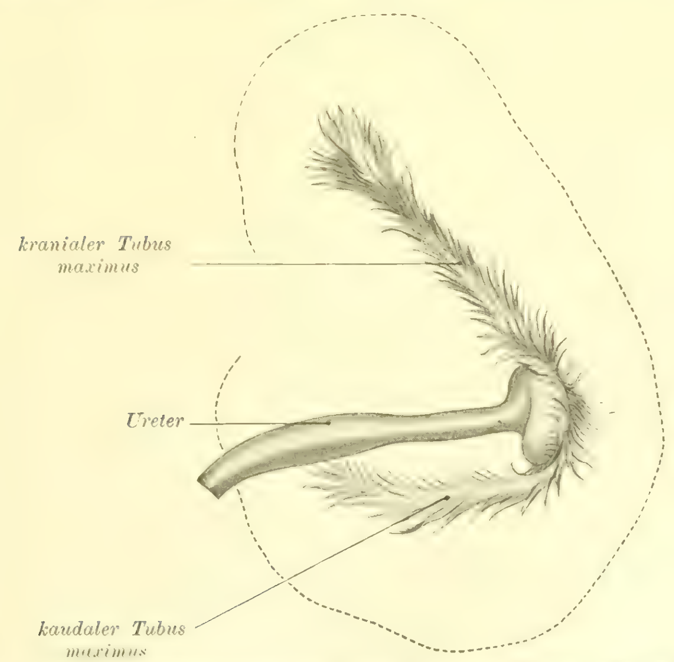


Fig. 235. Korrosionspräparat der linken Niere von Equus caballus von vorn gesehen. Nach CHIEVITZ (1897). Auf ³/₄ verkleinert. Der Ureter teilt sich in die beiden Tubi maximi, welche federbuschartig mit Sammelröhren besetzt sind.

Beim Pferd fand Chievitz (1897) in einem Embryo von 6 Wochen den Ureter in einen kranialen und kaudalen Hauptast (kaudales und kraniales Nierenbecken) zerfallen, von beiden Hauptästen gingen paarige Sammelröhren unter rechtem Winkel ab. Bei Embryonen von 8 Wochen hatte die Reduktion begonnen und zwar von Hauptästen ausgehend; letztere sind gegen früher deutlich erweitert und verlängert, liegen in einer Fluchtlinie und bilden an ihrer Zusammenflußstelle mit dem Ureter eine Art von Nierenbecken. Bei Embryonen der 10. Woche haben die Hauptäste durch kolossales Wachstum die charakteristische Form, wie sie die erwachsene Niere zeigt, erreicht, sie erscheinen (Fig. 235) als weite und lange Blindsäcke des eigentlichen Nierenbeckens und tragen deshalb den Namen der Tubi maximi. Die Sammelröhren münden sowohl in das Nierenbecken als in die Tubi maximi, sie sind infolge des Reduktionsprozesses außerordentlich zahlreich und geben im Ausguß dem erwachsenen Nierenbecken und den beiden Tubi maximi das bekannte federbuschähnliche Aussehen.

Aehnliche Verhältnisse müssen wir auch bei dem Elefanten annehmen, welcher nach Dönitz (1872) gleichfalls einen Tubus maximus, aber keine Papille besitzt.

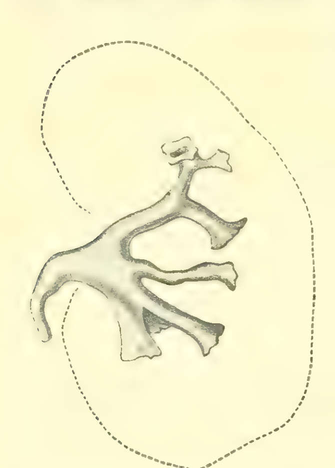


Fig. 236. Verästelung des menschlichen Ureters bis zur Calyxbildung als Typus einer spärlichen Verästelung. Korrosionspräparat des rechten Nierenbeckens von hinten. Nach Chievitz (1897). Auf $^3/_4$ verkleinert.

In den Figg. 233, 234, 235 und 236 gebe ich eine Reihe von Typen, wie sie die verschieden sich vollziehende Reduktion schafft. Fig. 236 zeigt die menschlichen Verhältnisse, das Becken teilt sich in die Calyces majores, diese wieder in die minores, welche die Fornices tragen zur Aufnahme der Papillen. Fig. 235 zeigt den unverästigten Typus mit einfachem Nierenbecken und einer einzigen Papille. Fig. 234 zeigt den hochverästigten Typus mit zahlreichen Calyces und einer weitgehenden Verzweigung des Ureters bis zu diesen, Fig. 236 endlich zeigt die Tubi maximi des Pferdes und die zahlreichen federbuschartig in dieselben einmündenden Sammelröhren.

Weiterdifferenzierung des Harnkanälchens.

Wir hatten das sich entwickelnde Harnkanälchen in dem Momente verlassen, wo es sich in sein Hauptkanälchen und in die Bowman'sche Kapsel sonderte, das Hauptkanälchen war in das zugehörige Sammelrohr durchgebrochen. Die ganze Anlage stellt auf dieser Entwickelungsstufe ein römisches S dar, an dem man einen oberen Bogen, ein Mittelstück und einen unteren Bogen unterscheiden kann. Der Uebergang des oberen Bogens in das Mittelstück erfolgt allmählich, der des unteren unter einer ausgesprochenen Knickung (Fig. 227 und Fig. 237a). Der untere Bogen stellt nur auf dem Schnittbilde ein Röhrchen dar, in Wirklichkeit besitzt er die Form einer Muschel mit scharfem, etwas eingewölbtem Rande, in deren Bauch das Mittelstück eingelagert ist (Fig. 237 b). Riedel (1874) vergleicht den unteren

Bogen und das Mittelstück treffend einem tief ausgehöhlten doppelblätterigen Löffel (unterer Bogen) mit hohlem Stiel (Mittelstück), der in die Konkavität des Löffels eingebogen ist. Aus dem Hauptkanälchen entstehen 6 Abschnitte, vom Sammelrohr ausgehend: 1) das Verbindungsstück, 2) das Schaltstück, 3) die HENLEsche Schleife, 4) der

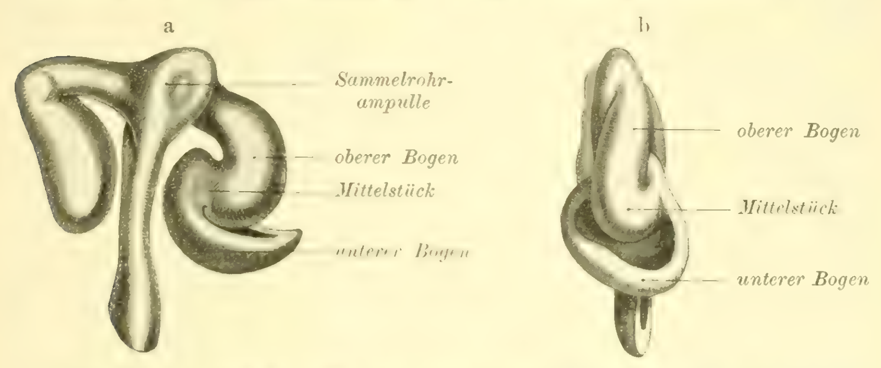


Fig. 237 a, b. Modell eines sich entwickelnden Harnkanälchens der menschlichen Niere. Nach STOERK (1904). Vergr. 400 : 1. Das Harnkanälchen ist S-förmig gebogen, man kann den oberen Bogen, welcher die Verbindung mit dem Sammelrohre herstellt, das Mittelstück und den unteren Bogen, die Anlage der BOWMAN'schen Kapsel unterscheiden. Der untere Bogen stellt keine Kanälchen, sondern eine Muschel dar.

gewundene Teil des Tubulus contortus, 5) der gerade Teil desselben, 6) ein Teil der BOWMAN'schen Kapsel: aus der Anlage der BOWMAN-schen Kapsel geht somit nur ein Teil der definitiven Kapsel des MALPIGHI'schen Körperchens hervor.

Das MALPIGHI'sche Körperchen.

Die ersten MALPIGHI'schen Körperchen treten bei dem Menschen in 3 cm langen Embryonen auf (NAGEL 1889, HAUCH 1903), die letzten werden 7 Tage nach der Geburt entwickelt. Bei dem Maulwurf (WEBER 1897) erscheinen die ersten Anlagen der MALPIGHI-schen Körperchen bei Embryonen von 7,5 mm N.-S.-Länge. Bei der Maus fand HAMBURGER (1890) die ersten BOWMAN'schen Kapseln bei 11 mm langen Embryonen, er verfolgte sie in ihrer Entwickelung weiter und fand die ältesten Anlagen bei 11—12 mm langen Embryonen kugelförmig, bei 13 mm langen Embryonen bereits vollständig gleich denen des erwachsenen Tieres. Meerschweinchenembryonen 24 Tage nach dem letzten Wurf zeigten die ersten Anlagen der BOWMAN'schen Kapsel, am 29. Tage waren noch keine ausgebildeten MALPIGHI'schen Körperchen vorhanden (WEBER 1897). Bei dem Kaninchen stellte EGLI (1876) die ersten MALPIGHI'schen Körperchen am 18. Tage der Entwickelung fest, bei Schweineembryonen von 19,5 mm größter Länge und 16,8 mm N.-S.-Länge zeigte KEIBEL (1897) die ersten Glomeruli an.

Wir haben bereits oben festgestellt, daß die einzelnen Harnkanälchen nacheinander angelegt und infolge des allmählichen Auswachsens des Ureterbäumchens übereinander geschichtet werden. Da die einzelnen Harnkanälchen auf Schnitten nicht auseinander gehalten werden können, bestimmt man die Zahl ihrer Anlagen nach der Zahl der MALPIGHI'schen Körperchen. TOLDT (1874) und HAUCH (1903)

machen genaue und ziemlich übereinstimmende Angaben über die Schichtung derselben in den verschiedenen Wachstumsperioden, Embryonen des 2. Monates zeigen 3 Etagen, der 9. Woche 4 Etagen, des 3. Monates 3—4 Etagen, der 12. Woche 4—5 Etagen, des 4. Monates 4—6 Etagen, des 5. Monates 5—8 Etagen, des 7. Monates 8—10 Etagen, der Neugeborene hatte 10—14 Etagen und endlich Kinder bis zu 3 Monaten 14—18 Etagen; mit dieser letzten Zahl ist das Maximum der Malpighi'schen Körperchen erreicht. Aus dieser Zusammenstellung ergiebt sich eine gleichmäßige Vermehrung der Malpighi'schen Körperchen und damit der Harnkanälchen selbst während der ganzen fötalen Periode; die Zunahme findet ihren Abschluß nicht mit der Geburt, sondern setzt sich bei dem Menschen ebenso wie bei Cynocephalus hamadryas, Hund und Katze auch noch nach derselben fort, nach dem 10. Lebenstage ist aber bei keinem der genannten Tiere eine Vermehrung beobachtet worden. Bei der großen Variabilität dieser Verhältnisse sind natürlich alle diese Zahlen als approximative Durchschnittswerte aufzufassen. Die Zahl der Glomeruli ist außer beim Menschen auch bei Phoca von Chievitz (1897) genau bestimmt worden. Bei einem Fötus von 14,5 cm Länge waren 2 Etagen Malpighi'scher Körperchen nachzuweisen. bei Föten von 23—31 cm Länge betrug die Zahl der Etagen 2—3 und bei einer ausgewachsenen Phoca vitulina 4—5. Die geringe Zahl der übereinander geschichteten Malpighi'schen Körperchen hängt hier zusammen mit der in diesem Tier sehr weit peripher einsetzenden Reduktion des Sammelrohres (siehe p. 352) und der daraus folgenden großen Zahl der Pyramiden und der geringen Größe der einzelnen Pyramide.

Art der Anlage.

Das Malpighi'sche Körperchen entwickelt sich einmal aus dem muschelförmig erweiterten unteren Bogen (Fig. 237a, b) und zweitens durch allmähliche Einbeziehung des Mittelstückes der S-förmigen Harnkanälchenanlage (Stoerk 1904). Zwischen der Anlage der Bowman'schen Kapsel und dem oberen S-Schenkel bleibt dann der nämliche schmale Spaltraum bestehen, welcher früher (Fig. 237) zwischen Mittelstück und unterem S-Bogen bestand. Im weiteren Verlauf der Entwickelung wird diese feine Spalte durch das Auftreten von Mesenchymgewebe erweitert, in der Erweiterung treten die ersten Gefäßlichtungen auf. Sehr bald lassen sich auch, wenn auch zunächst noch in plumper Form, Vas afferens und Vas efferens und zwischen ihnen ein System kapillarer Schlingen erkennen (Stoerk 1904). Ueber die Herkunft der Gefäße des Glomerulus ist nichts bekannt; soweit ich nach Untersuchungen an menschlichem Material urteilen darf, entstehen sie auch hier in loco, unabhängig von dem übrigen Gefäßsystem, dem sie erst sekundär angeschlossen werden. Sobald zu- und abführende Gefäße nachweisbar sind, kann man von einem Glomerulus sprechen; er hatte zuerst die Form eines kleinen Kugelabschnittes (Fig. 238a), dann die einer Halbkugel (Fig. 238b) und endlich die Form der Ganzkugel, wie sie der reife Glomerulus zeigt (Fig. 238c) (Stoerk 1904). Bei der Umwandlung der Muschel zur Halb- und Ganzkugel wird die Eingangsstelle in den Spaltraum zwischen Muschel und oberen S-Bogen mehr und mehr verlagert, so daß sie schließlich der Abgangsstelle des oberen Bogens, d. h. der eigentlichen Kanälchenanlage gegenüber zu

liegen kommt (Fig. 238b u. c): mit dieser Verlagerung werden natürlich auch die zutretenden Gefäße verschoben und damit das Ver-



Fig. 238a, b, c. 3 Entwickelungsstadien von MALPIGHI'schen Körperchen. Aus STOERK (1904).

hältnis zwischen Eintrittsstelle der Gefäße und Abgangsstelle des Tubulus contortus erreicht, wie es die ausgewachsene Niere zeigt (STOERK 1904).

Die allmählich erfolgende Anlage der Harnkanälchen wird natürlich in älteren Nieren eine ganze Serie von Entwickelungs- und Wachstumsunterschieden erzeugen. Damit hängt zusammen, daß der Durchmesser der MALPIGHI'schen Körperchen von der Grenze des Markes gegen die Peripherie der Rinde fortwährend abnimmt und daß man aus der vorhandenen Abnahme auf die Jugend des betreffenden Tieres schließen kann. Der Unterschied zwischen peripher und zentral gelegenen Glomerulis bleibt mindestens während des ersten Lebensjahres erhalten, d. h. so lange, bis die jüngsten Anlagen die Größe der übrigen erreicht haben. Die genauen Angaben über das Wachstum des MALPIGHI'schen Körperchens findet der Leser in der folgenden Tabelle, welche ich der Arbeit von KÜLZ (1899) entnommen habe (s. nächste Seite).

Aus dieser Tabelle geht ohne weiteres hervor, daß bei der Geburt die zentral gelegenen Glomeruli fast $1^1/_2$mal größer sind als die peripheren, dann gleicht sich im Verlaufe des ersten Lebensjahres

Tabelle über die mittlere Größe der peripheren und zentralen Glomeruli in Mikren.

	0 Tage	9 Tage	2,5 Monate	5 Monate	7 Monate	9,5 Monate	$1^1/_4$ Jahre	$2^1/_4$ Jahre	12 Jahre	16 Jahre	18 Jahre	23 Jahre
Mittlere Größe der peripheren Glomeruli	99	97	107	110	121	129	132	157	192	231	213	237
„ „ „ zentralen „	138	135	139	138	140	139	143	158	192	229	219	237

dieser Größenunterschied dadurch aus, daß die peripheren Glomeruli wachsen, die zentralen unverändert bleiben. Sind mit Abschluß des ersten Lebensjahres alle Glomeruli gleich groß geworden, beginnen nun auch die zentral gelegenen zu wachsen, und zwar verdoppeln sämtliche Glomeruli ihren Durchmesser; auf das Volumen berechnet, wäre das eine 8-fache Zunahme. Man ersieht ferner aus der Tabelle, daß dieses Wachstum bis zur abgeschlossenen Pubertätsperiode andauern kann.

Ganz auffallend verhalten sich bei vielen Säugern die am weitesten zentral gelegenen MALPIGHI'schen Körperchen, welche z. B. beim Menschen ein geradezu exzessives Wachstum eingehen und dadurch Durchmesser erhalten, wie sie sonst nur die erwachsene Niere besitzt. So findet KÖLLIKER (1879) bereits bei Embryonen des 2. Monates MALPIGHI'sche Körperchen von derselben Größe wie beim Erwachsenen, bei einem 3-monatlichen Embryo, welchen ich untersuchen konnte, war ihr Durchmesser eher noch größer. Weiter findet CHIEVITZ (1897) bei Phocaembryonen von 14,5 cm Länge die Glomeruli der ersten Etage doppelt so groß wie die der zweiten. HAMBURGER (1890) untersucht diese eigentümlichen Verhältnisse genauer und findet, daß diese excessiv sich entwickelnden MALPIGHI'schen Körperchen vorkommen: beim Menschen, Schwein und Rind, also bei Säugern mit zusammengesetzten Nieren, dagegen nicht bei Maus und Ratte, welche einfache Nieren besitzen (siehe die folgende Tabelle). Er schließt daraus, daß nur Nieren des zusammengesetzten Typus diese Eigentümlichkeit zeigen. Sollten diese Riesenglomeruli als provisorisches Harnorgan auftreten, wie im Abschnitt „Rückbildung der Nachniere“, p. 370, angenommen wird, ist wohl diese Hypothese nicht mehr aufrecht zu erhalten. Was wird nun aus diesen Riesenglomeruli? Sie verschwinden spurlos, wie das die Tabelle HAMBURGER's (1890) zeigt.

Uebersichtstabelle der durchschnittlichen Größe der größten MALPIGHI'schen Körperchen in Mikren.

Mensch:		Schwein:		Rind:	
Embryo 7,8 cm	165	Embryo 3 cm	220	Embryo 5 cm	160
„ 11,2 „	125	„ 8 „	220	„ 11 „	200
24 Wochen	80	„ 10 „	180	„ 18 „	140
$8^1/_2$ Monate	100	„ 17 „	110	„ 28 „	100

Maus:		Ratte:	
Embryo 12 mm	55	Embryo 16—17 mm	55
„ 18 „	55	„ 35 „	80
Neugeboren	55	„ 45 „	80
11 Tage	55	4 Tage	80

Ob das spurlose Verschwinden dieser MALPIGHI'schen Körperchen durch eine Verkleinerung oder durch totale Resorption derselben erfolgt, darüber wollen wir in dem Abschnitt „Rückbildung der Nachniere" sprechen. Ich bemerke nur noch, daß diesen Riesenkörperchen auch große Tubuli contorti entsprechen, und daß diese gleichfalls bei älteren Embryonen nicht mehr aufzufinden sind.

Die sich anlegenden Glomeruli liegen von Anfang an in der Konkavität der Schale der BOWMAN'schen Kapsel (Fig. 237 und 238) und werden von dieser umwachsen. Dabei ist wieder als wichtig hervorzuheben, daß das Epithel, welches als viscerales Blatt den Glomerulus überzieht, von Anfang höher ist als das des parietalen Blattes und daß seine Zellen während der Ausbildung des MALPIGHIschen Körperchens noch eine Zeitlang an Höhe zunehmen, um sich erst später mit der größeren Entfaltung der Glomerulusschlingen allmählich ebenso abzuflachen wie die des parietalen Blattes. Anfangs überzieht das viscerale Blatt der BOWMAN'schen Kapsel den Glomerulus in einfachem Bogen (Fig. 238), mit der Abflachung des Epithels — schon auf dem Stadium des niedrigen kubischen Epithels — beginnt das Blatt sich entsprechend den Lücken zwischen den Gefäßschlingen des Glomerulus einzufalten, so wie wir es bei den ausgereiften MALPIGHI'schen Körperchen finden.

Anlage des eigentlichen Harnkanälchens.

Während die BOWMAN'sche Kapsel aus dem unteren Bogen und dem Mittelstück des ehemaligen S-förmigen Nachnierenkanälchens hervorgeht, liefert der obere Bogen alle fünf übrigen Bestandteile des bleibenden Harnkanälchens, den geraden Anfangsteil des Tubulus contortus,

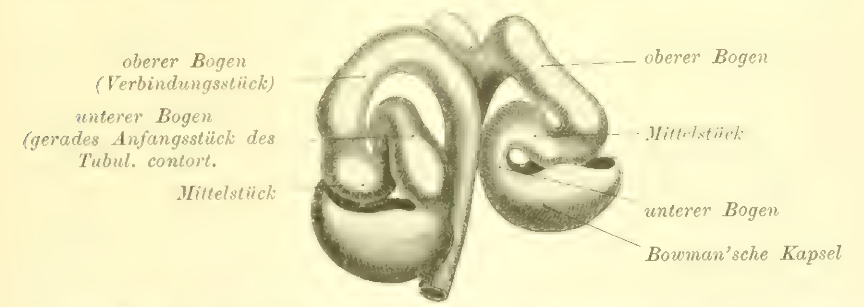


Fig. 239. Modell zweier sich entwickelnder Harnkanälchen. Nach STOERK (1904). Vergr. 400:1. Auf der rechten Seite beginnt sich der obere Bogen des ehemaligen S-förmigen Kanälchens (siehe Fig. 237 a) abermals S-förmig zu krümmen, man kann an diesem „sekundären S" wieder oberen Bogen, unteren Bogen und Mittelstück unterscheiden. Auf der linken Seite beginnt sich das Mittelstück bereits aufzuknäueln.

den Tubulus contortus selbst, die HENLE'sche Schleife, das Schaltstück und das Verbindungsstück. Die Entwickelung geht nach den neuesten Untersuchungen von STOERK (1904) in folgender Form vor sich. Der obere Bogen des S gestaltet sich abermals zu einem S-förmigen Kanälchen um (Fig. 239 rechts), der untere Bogen dieses neuen S vermittelt die Verbindung mit der BOWMAN'schen Kapsel, er wird zum geraden Anfangsstück des Tubulus contortus; der mittlere Teil bildet ein Konvolut von 4—5 plumpen Schlingen, und der obere

Bogen wird zum Verbindungsstück (Fig. 239 links, Fig. 240). Durch ihre Verbindungen erhalten gerades Anfangsstück des Tubulus contortus und das Verbindungsstück bestimmte Lagen, welche sie sowohl während des Wachstums als auch im erwachsenen Zustande festhalten. Das Anfangsstück des Tubulus contortus liegt immer zwischen dem aufgeknäuelten Mittelstück und dem Sammelrohr, wir wollen deswegen sagen: auf der medialen Seite des ersteren, während das Verbindungsstück gewöhnlich an der entgegengesetzten, also lateralen Seite des Knäuels liegt und in gegen die Peripherie konvexem Bogen über den Knäuel hinweg zum Sammelrohre zieht (Fig. 239 links, Fig. 240). Auf der Höhe dieses Stadiums beginnt in den Kanälchen ein histologischer Differenzierungsprozeß, welcher von den MALPIGHI'schen Körperchen ausgeht und ungefähr bis zum Ende der 2. Windung des

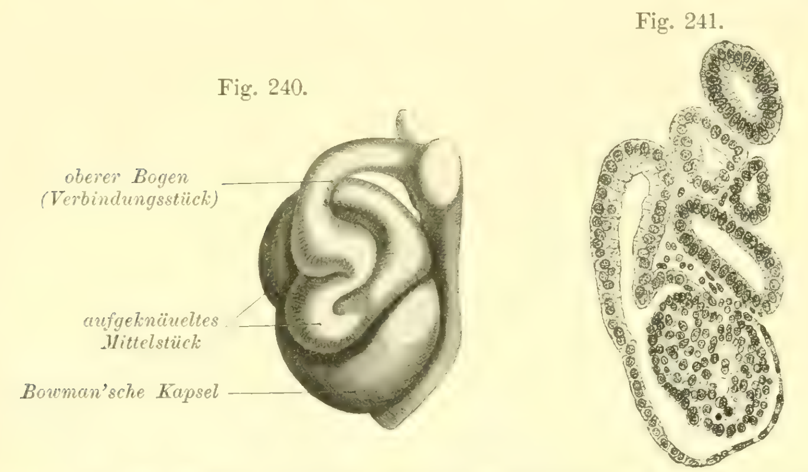


Fig. 240. Modell eines sich entwickelnden Harnkanälchens der menschlichen Niere. Nach STOERK (1904). Vergr. 400 : 1. Aus dem Mittelstück hat sich ein Knäuel entwickelt, über welchem das Verbindungsstück (oberer Bogen) mit peripheriewärts konvexem Bogen hinwegzieht, der untere Bogen wird von dem Knäuel verdeckt, die BOWMAN'sche Kapsel ist sehr gewachsen.

Fig. 241. In dem sich entwickelnden Harnkanälchen setzt ein Differenzierungsprozeß ein, welcher helle und dunkle Kanälchenabschnitte ausbildet, helle Abschnitte sind der untere Bogen und die an ihn angrenzende Hälfte des Knäuels, dunkle Abschnitte die andere Hälfte des Knäuels und der obere Bogen. Aus STOERK (1904).

Mittelstückes — d. i. bis ungefähr zu seiner Mitte — reicht. In diesem Abschnitt wird das bis dahin im ganzen Kanälchen gleichförmige Epithel verändert, das spärliche und dunkle Protoplasma wird lichter und reichlicher, so daß die Zellen heller erscheinen, die Kerne rücken aus ihrer zentralen in eine mehr basale Lage, gleichzeitig erweitert sich die Lichtung; die übrigen Abschnitte behalten,das alte dunkle Epithelkleid bei (Fig. 241). Gleichzeitig mit dieser histologischen Differenzierung löst sich aus dem Knäuel des Mittelstückes eine Schlinge heraus, die ungefähr der Mitte des gestreckten Knäuels entsprechen würde und gerade den Uebergang zwischen hellem und dunklem Epithel einschließt (Fig. 242). Diese Schlinge, welche so lange sie klein ist, keine bestimmte Lage einnimmt, verläuft, sobald sie auswächst, radiär zur Papillenspitze, sie stellt die HENLE'sche

Schleife dar. Das helle Epithel und die weite Lichtung reichen vom geraden Anfangsstück des Tubulus contortus bis fast zum Schleifenscheitel. Es würde damit zwischen den beiden Schleifenschenkeln ein histologischer Unterschied ausgebildet, welcher in geradem Gegensatz zu der geltenden Schulansicht steht. Bislang nahm man, gestützt auf die Untersuchungen von SCHWEIGGER-SEIDEL (1865), an,

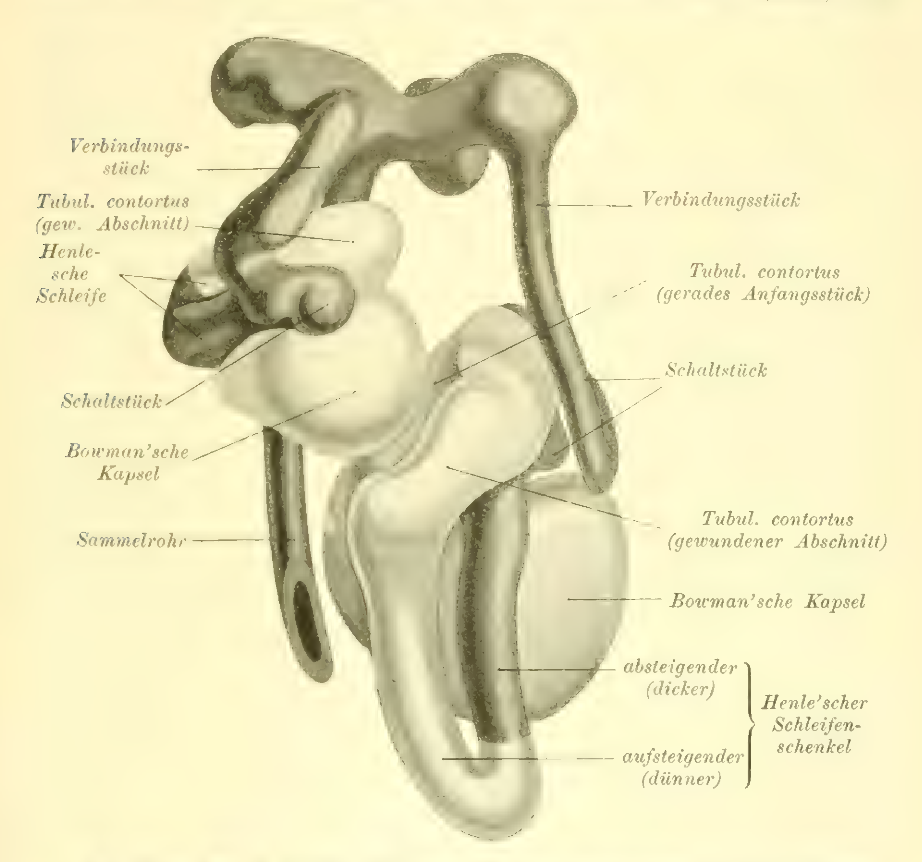


Fig. 242. Modell zweier sich entwickelnder Harnkanälchen aus der menschlichen Niere. Nach STOERK (1904). Vergr. 400 : 1. Das linke Harnkanälchen entwickelt eben aus seinem aufgeknäuelten Mittelstück die HENLE'sche Schleife, durch das Auswachsen derselben wird der Knäuel in 2 Teile geteilt, den gewundenen Abschnitt des Tubulus contortus und das Schaltstück. Das rechte Harnkanälchen zeigt die markwärts ausgewachsene HENLE'sche Schleife, ihre beiden Schenkel zeigen die deutliche Differenzierung, der breitere Schenkel ist der absteigende, der schmälere dunklere der aufsteigende.

daß der absteigende Schleifenschenkel der schmalere, der aufsteigende der dickere sei. Die Methoden, welche zur Feststellung des Befundes angewendet wurden, Isolation mit Salzsäure, sind gerade für die Enthüllung des Zusammenhanges der einzelnen Teile unzuverlässig, die Methode STOERK's bestand in der Rekonstruktion durch Modell und Nachprüfung der so erhaltenen Resultate an günstigen pathologischen Objekten, namentlich der Nephritis haemorrhagica, welche einzelne Kanälchen aus dem Gewirre der übrigen heraushebt. Die Arbeit

Stoerk's ist mir erst nach Fertigstellung meines Manuskriptes zugegangen, es mangelt mir die Zeit zur Nachprüfung: ich gebe deswegen gerade dieses wichtigste Resultat der Stoerk'schen Untersuchung mit Vorbehalt wieder, wenn auch die Methode, wie die ganze Arbeit, einen durchaus zuverlässigen Eindruck machen. Zur Sicherstellung seiner Resultate beruft sich Stoerk auf die nunmehr viel verständlicher gewordene Uebereinstimmung im histologischen Bau zwischen Tubulus contortus und ehemaligem aufsteigenden, jetzt absteigenden Schleifenschenkel (hohes Epithel, dicke Stäbchen, Bürstensäume) und zwischen ehemals absteigendem, jetzt aufsteigendem Schleifenschenkel und Schaltstück (niedriges Epithel, feine Stäbchen, keine Bürstensäume). Der Uebergang zwischen hellem und dunklem Epithel erfolgt anfangs im Schleifenscheitel, sehr bald eilt aber der distale (vom Malpighi'schen Körperchen aus gerechnet) Schenkel dem proximalen im Wachstum voraus, so daß der Schleifenscheitel meist von dem dunkleren, aufsteigenden Schenkel gebildet wird. Diese Angabe stimmt mit der Beobachtung Schweigger-Seidel's überein, welcher den Schleifenscheitel näher der Papillenspitze von dem schmäleren Schenkel, nahe der Rinde von dem dickeren Schenkel gebildet, angetroffen hat.

Die ersten papillenwärts wachsenden Henle'schen Schleifen treten nach Toldt (1874) bei menschlichen Embryonen des 3. Monates auf, von 6,5—7 cm Länge (Hauch 1903). Die erste Anlage der Henle'schen Schleife ist aber nach Stoerk (1904) viel früher anzunehmen, schon Embryonen von 24 mm N.-S.-Länge zeigen die aus dem Knäuel des Mittelstückes auswachsende Schleife. Chievitz (1897) findet die ersten Schleifen bei Phocaembryonen von 4,2 cm Länge, bei der Maus stellt Hamburger (1890) die ersten Schleifen in Embryonen von 11—12 mm Länge fest.

Durch die auswachsende Schleife wird der aufgeknäuelte mittlere Abschnitt des sekundären S in 2 Teile zerlegt, einen gegen das Malpighi'sche Körperchen zu, den gewundenen Abschnitt des Tubulus contortus und einen gegen das Verbindungsstück zu, das Schaltstück, so daß jetzt alle 5 Teile des definitiven Harnkanälchens in der Anlage vorhanden sind.

Das Schaltstück wächst anfangs sehr schnell, so daß es sich gleichfalls verdünnt und ohne Grenze in den aufsteigenden Schleifenschenkel übergeht. Erst später, wenn das Schaltstück nicht mehr wächst und dicker wird, und der aufsteigende Schenkel sich noch weiter verlängert, dabei verdünnt und auf diesem Zustand auch im fertig gebildeten Zustand verbleibt, kommt es zu einem deutlichen Dickenunterschied zwischen beiden und damit auch zu einer schärferen Grenze.

Da Schaltstück und gewundener Abschnitt des Tubulus contortus aus demselben Knäuel des Mittelstückes hervorgehen, so durchflechten sie sich von Anfang an unlösbar.

Bei menschlichen Embryonen kommt die Differenzierung zwischen den beiden Schleifenschenkeln im 4. Monat zur Beobachtung; die Schleife reicht dann bereits tief in die Marksubstanz hinein (Toldt 1874). Stoerk (1904) setzt den Beginn der Differenzierung viel früher, er findet ihn bereits bei Embryonen von 24 mm N.-S.-Länge. Im 5. Monat erreichen die Schleifenschenkel bei Embryonen von 14 bis 17,5 cm Länge die Papille (Hauch 1903). Den gleichen Wachstums-

prozeß beobachtete CHIEVITZ (1897) bei Phoca, bei Embryonen von 14,5 cm Länge schieben sich die HENLE'schen Schleifen in die Pyramiden hinein, bei Embryonen von 23 cm Länge erreichen sie bereits stellenweise die Papillenspitze.

Die Tubuli contorti sollen im menschlichen Embryo des 3. Monats ihr charakteristisches Nierenepithel erhalten (TOLDT 1874), doch ist wahrscheinlich auch hier die Grenze früher anzusetzen (STOERK 1904). Bei der Maus haben Föten von 13 mm Länge in ihren Tubuli contorti Zellen mit körnigem Protoplasma und einem schwach färbbaren Kern, die basale Streifung tritt zum ersten Male bei 2—3 Tage alten Tieren auf.

Das Längenwachstum der Tubuli contorti nach der Geburt ist ein bedeutendes, es läßt sich am besten — ebenso wie das der Schaltstücke — dadurch demonstrieren, daß man die Zahl der Glomeruli in gleichen Bezirken bei wachsenden Nieren bestimmt. Nach Untersuchungen von KÜLZ (1899) kommt auf einen Rindenbezirk des Neugeborenen die 5-fache Anzahl von Glomeruli als auf einen gleich großen Raum der Nierenrinde des Erwachsenen. Ebenso ist das Dickenwachstum nach der Geburt ein lebhaftes; KÜLZ (1899) bestimmt, daß die Tubuli contorti des Erwachsenen den doppelten Durchmesser wie bei Embryonen zeigen. Längenwachstum und Dickenwachstum der Tubuli contorti und der Schaltstücke kommen auch durch die Ausbildung des sog. Cortex corticis (HYRTL 1870) zum Ausdruck. Die jungen MALPIGHI'schen Körperchen liegen während der Periode der Anlage dicht unter der Nierenkapsel; diese Lage behalten sie auch noch nach der Geburt bis zum ca. 10. Tage bei, erst von diesem Tage an beginnen sie ihre Tubuli contorti und Schaltstücke zu entwickeln, welche durch ihr allmähliches Längen- und Dickenwachstum schließlich die äußerste Rindenschicht der Niere bilden, welche keine MALPIGHI'schen Körperchen mehr einschließt.

Ausbildung von Mark und Rinde und ihrer gröberen Bestandteile.

Wir haben bislang die Entwickelung der einzelnen Teile, Sammelröhren und Harnkanälchen für sich besprochen, wir haben uns jetzt noch mit der Entwickelung von Mark und Rinde zu beschäftigen und weiterhin mit der Ausbildung der Markstrahlen und der Papillen. Rinde und Mark unterscheiden sich durch das Vorhandensein oder Fehlen der gewundenen Kanälchen. Den Grund, warum die letzteren die Basis der Markpyramiden nicht überschreiten, sucht HAMBURGER (1890) in der Anordnung der Bindegewebszüge; die Bindegewebszellen nehmen frühzeitig einen zur Längsachse der Pyramiden queren Verlauf, und diese Lage dauert während der ganzen Entwickelung an; durch die Maschen dieses Bindegewebsnetzes vermögen wohl die HENLE'schen Schleifen sich hindurch zu drängen, aber nicht die Tubuli contorti; das Bindegewebe an der Markpyramidenbasis funktioniert also als eine Art von Sieb.

Die Rinde tritt frühzeitig in guter Begrenzung auf, ihre zentrale Grenze gegen das Mark ist durch die erste Etage der MALPIGHIschen Körperchen gegeben, ihre periphere Grenze wird durch die sehr früh auftretende Kapsel (Fig. 236) scharf umschrieben. Man kann deshalb bei dem Menschen schon im 2. fötalen Monat von einer Rinde sprechen. Das Mark dagegen kann erst auftreten, wenn die

Reduktion der Sammelröhren beendet ist, die persistierenden Sammelröhren in die Länge wachsen und die Henle'schen Schleifen gegen die Papillenspitze hinabtreten; man kann deswegen ein eigentliches Mark erst gegen Ende des 4. fötalen Monats annehmen.

Das Verhältnis zwischen Mark und Rinde ist ein außerordentlich wechselndes, ich gebe im Nachfolgenden 3 Tabellen von Toldt (1874), Külz (1899) und Hauch (1903).

Aus diesen Tabellen geht zunächst hervor, daß in dem Verhältnis zwischen Rinde und Mark eine große Variabilität der Individuen und zweitens zwischen rechter und linker Seite desselben Individuums besteht. Ferner kann man verschiedene Wachstumsperioden für Mark und Rinde feststellen. Während der fötalen Wachstumsperiode ist es hauptsächlich das Mark, welches wächst. Nach der Toldt'schen Tabelle tritt eine Vergrößerung des Markes von 3,89 auf 8,31 ein, nach der Külz'schen Tabelle von 4,0 auf 8,5, nach der Hauch'schen Tabelle ca. 5,0 auf ca. 8,22, das Mark vergrößert sich also durchschnittlich um ca. 100 Proz. In der gleichen Zeit wächst die Rinde nach der

Tabelle über die Dickendurchmesser von Mark und Rinde vom 6. fötalen Monat bis zum völlig ausgebildeten Zustande.
(Werte in mm angegeben.)

Tabelle nach Toldt.

Alter	Durchm. d. Marksubstanz	Durchm. d. Rindensubstanz	Verhältnis beider Mark = 100
Fötus $5^1/_2$ Mon.	3,89	1,55	100 : 38 (39,8) [1]
„ 6 „	4,93	1.43	100 : 29
„ 7 „	6,13	1,56	100 : 25
Neugeborener	8,31	1,80	100 : 21,5 (21,7)
Kind 3 Monat	10,20	2,80	100 : 27,4
„ 13 „	12,00	3,00	100 : 25
„ 2 Jahre	13,20	4,00	100 : 30
„ 7 „	10,50	4,75	100 : 45
Erw. 22 „	16,00	9,00	100 : 56

Tabelle nach Külz.

Fötus 6. Monat	4,0	1,1—1,2	100 : 27,5—30
„ 7. „	4,1—4,3	1,1—1.3	100 : 29,2—30,2
Neugeborenes	8,5	1,8	100 : 21,1
Kind 8 Tage	8,3	1,7	100 : 20,4
„ 9 „	8,3	1,7	100 : 20,4
„ 20 „	9,0	1,8	100 : 20,0
„ 2 Monat	10,0	2,5	100 : 25
„ 3 „	9,0	2,4	100 : 26,7
„ $3^1/_2$ „	9,0—10,0	2,2	100 : 24,4—22,0
„ 5 „	10,0	2,6	100 : 26,0
„ 7 „	10,0—12,0	2,8	100 : 28—23,3
„ $7^1/_4$ „	11,0	2,8	100 : 25,5
„ 10 „	10,0	3,1	100 : 31
„ $10^1/_2$ „	10,0	3,3	100 : 33
„ $2^1/_4$ Jahr	11,0—12,0	4,2	100 : 38—35
„ 12 Jahr ♂	14,0—16,0	7—8	100 : 50,0
„ 19 „ ♀	18,0—20,0	9	100 : 50,0—45,0
„ 23 „ ♂	15,0—18,0	7—9	100 : 46,0—50,0
„ 27 „ ♂	15,0—18,0	7—9	100 : 46,0—50,0
„ 38 „ ♀	18,0—20,0	6—7	100 : 33,3—35,0
„ 51 „ ♀	18,0—20,0	7—8	100 : 38,8—40,0
„ 58 „ ♂	15,0—17,0	6—8	100 : 40,0—47,0

Tabelle nach HAUCH.

Alter	Durchm. d. Marksubstanz	Durchm. d. Rindensubstanz	Verhältnis beider Mark = 100
Fötus 6 Monat	5,60	1,50	100 : 26,3 (26,8)
„ 6 „	5,50	1,50	100 : 27,2
„ 6 „	4,00	1,50	100 : 37,5
„ 7 „	4,50	1,50	100 : 33,3
„ 7 1/2 „	5,83	1,67	100 : 22,2 (28,6)
„ 7 1/2 „	7,00	2,00	100 : 22,2 (28,6)
„ 8 1/2 „	8,75	2,25	100 : 25,7 (25,8)
„ 8 1/2 „	8,50	1,50	100 : 17,5 (17,6)
Neugeborener	8,16	3,00 (2,00!)	100 : 24,9 ?
	8,16	1,83	100 : 22,9 (22,4)
	8,33	2,33	100 : 28,0
	6,38	2,00	100 : 31,2
Kind 9 Tage r	6,00	1,50	100 : 21,4 (25,0)
l	6,67	1,83	100 : 27,5
„ 9 „ r	5,50	1,50	100 : 27,5
l	5,00	1,50	100 : 30,0
„ 4 „ r	4,75	1,75	100 : 36,8
l	4,25	1,75	100 : 41,1
„ 6 „ r	7,67	2,00	100 : 26,5 (26,1)
l	9,33	2,00	100 : 21,4
„ 13 Monat	7,33	1,73	100 : 40,9 (64,5)
„ 16 „	7.88	3,75	100 : 63,6 (47,6)
„ 7 Jahr r	7,33	3,00	100 : 40,9
l	6,25	2,25	100 : 36,0
„ 8 „ r	10,41	6,60	100 : 57,9 (63,4)
l	9,73	6,00	100 : 62,1 (61,7)
Erwachsener	8,0	5,00	100 : 62,1 (62,5)
	15,0	6,00	100 : 40,0
	17,33	10,00	100 : 57,6

TOLDT'schen Tabelle von 1,55 auf 1,80, nach der KÜLZ'schen Tabelle von 1,50 auf ca. 1,83, also ein Wachstum, welches zwischen 20 und 25 Proz. schwankt. Das stärkere Wachstum des Markes hängt mit der Ausbildung der Papille zusammen, auf welche ich weiter unten zu sprechen kommen werde. Nach der Geburt tritt in dem Wachstum des Markes ein Stillstand ein, bis zum 7. Lebensjahre bleibt nach allen 3 Tabellen sein Durchmesser gleich oder wächst nur wenig, dagegen nimmt in dem gleichen Zeitraum der Durchmesser der Rinde kontinuierlich zu. Nach ca. dem 7. Lebensjahre wachsen beide Abteilungen gleichmäßig und vergrößern ihre Durchmesser bis zur Erreichung des reifen Zustandes um das Doppelte.

Die erste Andeutung von Markstrahlen treten bei menschlichen Embryonen der 14.—16. Woche von 9—13 cm Länge auf, es findet hier längs der Basis der Markpyramiden eine ziemlich regelmäßige, wenn auch nur kurze Ausstrahlung von Nierenkanälchen gegen die Peripherie statt (HAUCH 1903). Jeder Markstrahl enthält um diese Zeit 3—4 Kanälchen (TOLDT 1874). Bei Embryonen der 20.—25. Woche ist die Markstrahlenbildung sehr deutlich, indem die Sammel-

1) Beim Nachrechnen sämtlicher Tabellen haben sich mir häufig andere Zahlen ergeben (es gilt das hauptsächlich für die Tabelle von HAUCH). Da ich nicht weiß, welche von den 3 Zahlen verdruckt ist, habe ich die Aenderung bei der Verhältniszahl in Klammern beigesetzt. Wo eine auffallende Verschiedenheit auf einen Druckfehler hinwies, habe ich eine Korrektur an den Maßzahlen selbst vorgenommen und sie in Klammer, mit einem Ausrufungszeichen versehen, beigesetzt.

röhren sich zu Bündeln geordnet in ziemlich regelmäßigen Zwischenräumen bis an die Peripherie der Niere fortsetzen (Hauch 1903). Gegen die Geburt zu nimmt dann die Zahl der Kanälchen sehr schnell zu, während nach der Geburt nur noch eine geringe Vermehrung durch die sich ausbildenden Schleifen der neogenen Zone eintritt.

Bei der Maus fanden sich die ersten Markstrahlen in einem Embryo von 22 mm Länge. Die Markstrahlen haben insofern eine etwas eigentümliche Form, als sie gegen die Peripherie breiter, gegen die Pyramide zu schmäler sind; die größere Breite an der Rinde erklärt sich durch die fortwährend neu auswachsenden Henle'schen Schleifen, welche erst allmählich in die Pyramiden herabrücken. Bei einer 5 Tage alten Maus, bei welcher die Henle'schen Schleifen die Papillenspitze zu erreichen beginnen, haben die Markstrahlen die umgekehrte Form, wie sie auch das ausgewachsene Tier besitzt.

Die Papille entsteht durch ein Längenwachstum, hauptsächlich der Sammelröhren mittlerer Ordnung (Schweigger-Seidel 1865, Riedel 1874). Vergleicht man den Längsschnitt der Pyramide eines 7-monatlichen Embryos mit dem gleichen Längsschnitt einer ausgewachsenen Niere, so sieht man, daß bei dem Embryo die Verzweigung der Sammelröhren gleichmäßig durch die ganze Länge der Pyramide bis in die Markstrahlen hinein erfolgt, während in der erwachsenen Niere die Verzweigung der Sammelröhren in zwei Gruppen erfolgt, die eine Gruppe liegt nahe der Papillenspitze, die andere in den Markstrahlen, beide Gruppen werden durch eine längere ungeteilte Sammelrohrstrecke verbunden. Diese von Henle (1862) schon hervorgehobene Scheidung veranlaßte Schweigger-Seidel mit Recht zu der Annahme, daß das Längenwachstum hauptsächlich in den Sammelröhren mittlerer Ordnung stattfindet.

Die ersten Papillen treten beim Menschen im dritten embryonalen Monat auf (Toldt 1874, Kölliker 1879, Hauch 1903), in der 20.—25. Woche, bei Embryonen von 19—30 cm Länge werden sie deutlicher. Anfangs sind sie sehr schmal und erscheinen infolgedessen sehr lang, je mehr Henle'sche Schleifen nach abwärts wachsen, um so kürzer und deutlicher erscheinen sie infolge Zunahme ihres Querschnittes.

Bei der Maus tritt die Papillenbildung bei 15 mm langen Embryonen auf (Hamburger 1890), bei dem Pferd wächst die Papille in der 12. Woche des embryonalen Lebens hervor (Chievitz 1897), bei Phoca ist sie bei Embryonen von 23 cm Länge deutlich gebildet. Eine Papille gelangt nicht zur Ausbildung bei dem Elefanten und bei Dicotyles (Chievitz 1897).

Daß die primäre Papille durch das Herabtreten der sekundären Columnae Bertini während der Reduktion in sekundäre geteilt werden kann, habe ich bereits oben erörtert.

Nierengewicht und Körpergewicht.

Das Verhältnis zwischen Nierengewicht und Körpergewicht wird durch nebenstehende Tabelle von Vierordt (1890) klargelegt.

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß im fötalen Leben das Nierengewicht einen beinahe 3mal so großen Anteil am Gesamtkörpergewicht nimmt als bei dem Erwachsenen. Bis zur Geburt wird das Verhältnis kleiner, nimmt dann bis zum 4. Lebensjahre etwas zu, um von da ab kontinuierlich abzunehmen: mit dem 18.—20. Lebensjahr ist das

Tabelle über das Verhältnis zwischen Nierengewicht und Gesamtgewicht; das Gewicht beider Nieren ist in Prozenten des Körpergewichtes angegeben (nach Vierordt 1890 und Külz 1899).

	männlich	weiblich	
vor der Geburt 6 Monate	1,37		Külz
7 „	1,0—0,72		Külz
bei der Geburt	0,75	0,77	Vierordt
1 Monat	0,76	0,73	
2 u. 3 Monate	0,67	0,77	
4, 5, 6 „	0,75	0,65	
7, 8, 9 „	0,63	0,71	
10, 11 „	0,65	0,82	
1 Jahr	0,84	0,74	
1 1/4 „	0,61	—	
1 1/2 „	0,75	0,80	
1 3/4 „	0,78	—	
2 Jahre	0,88	0,94	
2 1/2 „	1,11	0,83	
3 „	0,87	0,84	
4 „	0,82	0,87	
5 „	0,76	0,71	
6 „	0,64	0,81	
7 „	0,69	0,78	
8 „	0,62	0,71	
9 „	0,77	0,67	
10 „	0,68	0,72	
11 „	0,67	0,61	
12 „	0,57	0,72	
13 „	0,68	0,56	
14 „	0,67	0,55	
15 „	0,62	0,61	
16 „	0,58	0,61	
17 „	0,59	0,62	
18 „	0,53	0,59	
19 „	0,50	0,54	
20 „	0,53	0,51	
21 „	0,56	0,54	
22 „	0,52	0,47	
23 „	0,46	0,52	
25 „	0,49	0,33	

Verhältnis des Erwachsenen erreicht. Was die absolute Gewichtszunahme der Niere anbetrifft, so nimmt das Gewicht beider Nieren von der Geburt bis zum 25. Lebensjahr bei beiden Geschlechtern stetig zu (Vierordt 1890), während bei den übrigen Organen das 25. Lebensjahr die Grenze für das Wachstum darstellt, nehmen Herz und Nieren noch nach dem 25. Jahre zu. Thoma (1877) verlegt die äußerste Grenze des Wachstums auf das 36.—37. Jahr.

Verhältnis zwischen rechter und linker Niere.

Hauch (1903) findet nach seinen Untersuchungen an 27 Paaren embryonale Nieren eine sehr große Uebereinstimmung in der Form zwischen den Nieren beider Seiten, rechte und linke Nieren sind stets auf der gleichen Entwickelungsstufe, die Anzahl der Lappen ist ungefähr die gleiche, und ebenso zeigen die Formen der Nierenbecken große Uebereinstimmung. Was das Gewicht der beiden Nieren anbetrifft, so wird bei dem Erwachsenen ausschließlich die linke Niere, welche in ihrer Entfaltung nicht durch die Leber gehindert wird, schwerer gefunden (Huschke 1844); das Verhältnis zwischen linker und rechter Niere des Erwachsenen berechnet Thoma (1877) auf

1,083 : 1. Bei jugendlichen und fötalen Nieren überwog mehrmals das Gewicht der linken Niere (Külz 1899).

Lageverschiebung der Niere.

Wir haben bereits Gelegenheit gehabt, bei Besprechung der Ureterentwickelung eine mehrfache Lageverschiebung der Niere zu erwähnen. Es erübrigt uns nur noch, diese Lageänderung der Niere geschlossen darzustellen. Bei dieser Gelegenheit kann auch auf das Längen- und Breitenwachstum der Niere eingegangen werden.

Die Niere wandert einmal kranialwärts, dann macht sie eine Rotation um ihre Längsachse und endlich verschiebt sie sich scheinbar ventralwärts und ändert damit ihre Lage zur Urniere. Die Hauptverschiebung der Niere ist ihre Wanderung kranialwärts. Nach Hauch (1903) verläuft bei einem Embryo von 7—8 mm Gesamtlänge der Ureter direkt dorsal gegen die Wirbelsäule, er entwickelt einen kleineren absteigenden und einen größeren aufsteigenden Ast, welcher eben die Bifurkation der Aorta erreicht. Bei einem Embryo von 2 cm Länge ist der größte Teil der Nierenanlage bereits kranial von der A. iliaca communis gelagert. Bei einem Embryo der 8. Woche lagen die Nieren zwischen oberem Teil des 1. Lendenwirbels oder an der 12. Rippe und reichten bis zum unteren Teil des 4. Lendenwirbels; die Bifurkation lag bei diesem Embryo am oberen Rande des 4. Lendenwirbels. Bei Embryonen bis zur 20. Woche behält der kaudale Pol der Niere stets seine Beziehung zum 4. Lendenwirbel bei, während der kraniale sich immer höher empordrängt, in der 12. Woche die 12. Rippe, in der 19.—20. Woche die 11. Rippe erreicht. Bei einem reifen Embryo fand Chievitz (1899) den kaudalen Pol der rechten Niere in der Mitte des 3. Lendenwirbels rechts, den der linken am oberen Rande des 4. Lendenwirbels links, den kranialen Pol beiderseits am 11. Brustwirbel; wir sehen also, daß die Niere ihren entgültigen Platz schon mit der Geburt erreicht hat.

Miteinander verwachsene Nieren (Hufeisennieren) bleiben mit ihrem kaudalen Pol stets an der Teilungsstelle der Aorta liegen (Hauch 1903).

Gleichzeitig mit der kranialen Verschiebung erfolgt ein Längen- und Breitenwachstum der Niere, so daß ein Bruchteil der Lageverschiebung auf Kosten der eigenen Vergrößerung der Niere zu setzen ist. Ueber das allmählich fortschreitende Wachstum des Längen- und Breitendurchmessers der Niere orientiert am besten die nebenstehende Tabelle, welche ich der Arbeit von Külz (1899) entnehme.

Aus der Tabelle geht hervor: erstens, daß gewöhnlich die linke Niere größer ist als die rechte, und daß dieser Unterschied regelmäßiger und größer ist, je älter die Niere wird, zweitens daß man auch hier Wachstumsperioden feststellen kann. Die Durchmesser nehmen während des intrauterinen Lebens stark zu, 1,8 auf 5,0 bei dem Längendurchmesser, dann erfahren sie im 1. Lebensjahre eine nur geringe Zunahme, 5,0 auf 7,0 bei dem Längendurchmesser, 2,5 auf 3,7 bei dem Breitendurchmesser. Vom 2. Lebensjahre bis zur endgültigen Ausbildung, namentlich während der Pubertätsperiode, findet wieder eine stärkere Zunahme statt, 7,3 auf 12,0 der Längendurchmesser, 3,6 auf 6,0 der Breitendurchmesser.

Neben der Verschiebung nach oben findet auch eine Rotation der

Längen- und Breitendurchmesser der menschlichen Niere während der Periode der Anlage und des Ausbaues (nach Külz).

Alter	Länge links (mm)	Länge rechts (mm)	Breite links (mm)	Breite rechts (mm)
Embryo 6—7 Wochen	1,83 (Kölliker)			
8 „	2,5 (Kölliker)			
Fötus 6 Monate	3,0	2,8	+1,5	1,3
7 „	3,2	3,1	+1,7	1,5
7 „	3,2	3,2	1,5	1,5
Neugeborener	5,0	5,0	+2,5	2,4
8 Tage	4,7	4,8+	+2,4	2,3
9 „	5,1	5,1	2,6	2,6
20 „	+5,0	4,8	+2,5	2,3
2 Monate	4,8	5,1+	2,3	2,5+
3 „	5,0	5,0	2,2	2,4+
3½ „	+5,0	4,8	2,3	2,5+
5 „	+6,5	6,3	3,4	3,4
5 „	+6,9	6,7	+3,8	3,6
7 „	+6,4	5,9	3,2	3,2
7¼ „	+6,4	6,2	+3,4	3,2
10 „	+7,2	7,1	+3,6	3,5
10½ „	7,3	7,3	+3,7	3,5
2¼ Jahre	+7,4	7,3	+3,6	3,5
12 „	+10,3	10,1	+5,2	4,8
19 „	+11,6	11,2	+5,3	5,0
23 „	11,8	12,1+	+6,0	5,6
27 „	+12,0	11,3	5,9	5,9
30 „	+12,8	12,5	+5,9	5,8
51 „	+11,6	11,1	5,0	5,0
51 „	+10,1	9,7	+5,1	4,9
58 „	11,2	11,2	+5,0	4,2

Niere um ihren kraniokaudalen Durchmesser statt. In 7—8 mm langen menschlichen Embryonen tritt der Ureter von der ventralen Seite in die Niere ein, bei 6 Wochen alten Embryonen beginnt die Rotation um ihre Längsachse und verlagert den bisher dorsalen freien Rand der Niere lateralwärts, den ventralen Rand mit der Ureterinsertion medianwärts. Die Drehung macht bei Embryonen der 8. Woche derart Fortschritte, daß die Niere rein frontal gestellt wird, bei älteren Embryonen findet dann wieder eine Drehung im entgegengesetzten Sinne statt, vielleicht infolge der Entwickelung des Wirbelkörpers, so daß der laterale Rand der Niere die Stellung wie in dem Erwachsenen einnimmt, ungefähr in der Mitte zwischen frontaler und sagittaler Stellung.

Endlich macht die Nachniere noch eine scheinbare Lageverschiebung gegen die Urniere durch. Anfangs liegt sie vollständig dorsal von derselben und steigt dorsal von ihr in die Höhe, später kommt sie neben die Urniere und noch später ventral von ihr zu liegen. Diese Verlagerung ist eine nur scheinbare, sie beruht auf der Massenzunahme der Nachniere und der Massenabnahme der Urniere.

Bei dem Schwein ist die wirkliche Lageverschiebung der Nachniere kranialwärts eine geringe, wie die nachfolgenden Tabellen nach Neuhäuser (1903) ergeben:

Tabelle über die Lage der Niere beim Schwein (nach NEUHÄUSER 1903).

Länge des Embryos	Lage der Niere
3 cm	3.—5. Lumbalwirbel
5 „	12. Brustwirbel bis zur Intervertebralscheibe zwischen 4. und 5. Lumbalwirbel
10 „	12. Brustwirbel bis 5. Lumbalwirbel

Tabelle über die Zunahme des Längendurchmessers der Niere (nach NEUHÄUSER 1903).

Länge des Embryos	Größter Längendurchmesser der Niere
3 cm	1,2 mm
5 „	2,5 „
6 „	4,0 „
10 „	8,0 „
20 „	2,4 cm
Ferkel 35 „	5,1 „

Bei dem Kaninchen entwirft SCHREINER (1902) folgende Tabelle über die Lage des kranialen Nierenpoles:

Stadium	Lage des kranialen Nierenpoles
X (p. 325)	zwischen 31. u. 30. Rumpfsegment
XI	„ „ „
XII	kaudale Hälfte des 30. Rumpfsegmentes
XIII	Mitte des 30. „
XIV (p. 325)	kaudale Hälfte des 29. „
XV	kraniale Hälfte des 29. „
XVI (p. 336)	kaudale Hälfte des 28. „
XVII (p. 337)	Mitte des 28. „

Gefäße der Niere.

Die Gefäße der Niere entwickeln sich in der 8.—9. Woche, also zu einer Zeit, in welcher die Niere bereits ihrer definitiven Lage sehr nahe gerückt ist (KOLLMANN 1903).

Nierenkapsel.

Die erste Ausbildung einer Nierenkapsel findet sich bei 12 mm langen menschlichen Embryonen (NAGEL 1889). An der Peripherie der Ureterverzweigung erscheinen spindelförmige Zellen, welche in regelmäßigen Zügen angeordnet, eine zarte Umhüllung des entstehenden Organes bilden. Bei Embryonen von 20—25 mm Länge haben die spindelförmigen Zellen so sehr an Zahl zugenommen, daß man jetzt von einer wirklichen Nierenkapsel sprechen kann (NAGEL 1889). Bei Mäusen erscheint die erste Anlage der Nierenkapsel bei Embryonen von 11 mm (HAMBURGER 1890). Bei einem 15 Tage alten Kaninchen fand SCHREINER (1902) die ganze Nierenanlage von einer Lage konzentrisch geschichteter Spindelzellen umhüllt, die allmählich nach einwärts in das zwischen den Harnkanälchen gelegene interstitielle Bindegewebe überging (Fig. 225).

Rückbildung der Nachniere.

Wir haben oben (p. 343) schon einmal erwähnt, daß in der Nachniere auch Rückbildungserscheinungen nicht fehlen. Zunächst ist festzustellen, daß bei manchen Tieren (Mensch, Schwein, Rind und Seehund) die Glomeruli der ersten Generation von Harnkanälchen bereits sehr früh eine excessive Größe erwerben, bei menschlichen Embryonen von 2 Monaten bis zu solchen von 7—8 cm Länge haben diese

Glomeruli einen Durchmesser von 165 μ erworben, während die des Neugeborenen eine Durchschnittsgröße von nur 118 μ besitzen. Diese Riesenglomeruli, deren zugehörige Harnkanälchen in das Sammelrohrsystem durchbrechen, also zur Funktion gelangen können, bestehen nur kurze Zeit und sind bereits bei Embryonen der 24. Woche nicht mehr nachzuweisen, da deren Glomeruli nur Durchmesser von 80 μ besitzen (HAMBURGER 1890). Es fragt sich jetzt, wie diese Glomeruli verschwinden, ob sie einen Reduktionsprozeß eingehen, und zwar so lange, bis ihr Durchmesser auf die gleiche Länge wie der ihrer Nachbarn in den anderen Etagen zurückgegangen ist, oder ob sie völlig zurückgebildet werden. Nach den von CHIEVITZ (1897) beigebrachten Thatsachen scheint mir eine völlige Rückbildung, wenigstens bei Seehund, unzweifelhaft. Hier liegen nämlich diese Riesenglomeruli der ersten Harnkanälchengeneration beckenwärts von den Aa. arciformes, während alle übrigen peripheriewärts gelagert sind, bei älteren Embryonen, welche keine solche Riesenglomeruli mehr besitzen, fehlen auch die Glomeruli an der Beckenseite der Aa. arciformes.

Aber nicht bloß Harnkanälchen mit Riesenglomeruli werden zurückgebildet, sondern auch sonst normale Harnkanälchen 1. Ordnung, und hier scheint sich der Prozeß nicht bloß auf Nieren mit verästeltem Typus zu beschränken. Wenigstens fand EMERY (1883) deutliche Degenerationserscheinungen in den tiefsten Etagen der unverästelten Niere von Ziegen- und Katzenembryonen, die Niere der Ziege hatte einen Durchmesser von 4 mm, die der Katze von 4,12 mm.

Diese Reduktionserscheinungen an den ersten Harnkanälchen drängen förmlich zu der Ansicht, daß es bei ihrer Entwickelung lediglich darauf ankam, schnell ein funktionierendes Harnorgan zu schaffen, welches für einen kurzen Zeitraum bestimmt ist und welches dem Untergang anheimfällt, sobald eine genügende Menge neuer Harnkanälchen in Funktion treten konnte. Die Ansicht wird dadurch noch gestützt, daß in einer Reihe von Nieren, wie wir oben gesehen haben, diese provisorischen Harnkanälchen zu Riesendimensionen gelangen: die excessive Größe des einzelnen Kanälchens bei geringer Zahl der Gesamtheit ist das Charakteristikum eines provisorischen Organes, die Zahl der Kanälchen nimmt auf dem Wege von der Vorniere zur Nachniere zu, die Größe ihrer Elemente dagegen und ihrer einzelnen Abschnitte ab. Die Anlage der Urniere ist bei menschlichen Embryonen von 7 mm N.-S.-Länge vollendet, die ersten Riesenglomeruli der Nachniere beobachtete KÖLLIKER (1879) erst im 2. Monat, also zu einer Zeit, wo die Urniere hätte gut in Thätigkeit sein können. Nehmen wir die erste Generation der Harnkanälchen der Nachniere als eine provisorische, so würden wir damit einen Zweifel an der Funktionsfähigkeit der Urniere des Menschen aussprechen.

Auch beim Schwein liegen die Verhältnisse ähnlich, die Urniere ist bei Embryonen von 6—7 mm Länge fertig angelegt und erreicht bei einem Embryo von 5 cm Länge ihre höchste Entwickelung: die ersten großen Glomeruli der Nachniere beobachtete HAMBURGER (1890) bei einem Embryo von 3 cm Länge. Auch hier würde die Annahme von zur provisorischen Funktion bestimmten Harnkanälchen der Nachniere Zweifel an der Funktionsfähigkeit der Urniere erwecken. Ich werde im folgenden Abschnitt auf diese Frage näher eintreten.

Urniere und Nachniere.

Die Urniere löst bei den Anamniern die Vorniere ab, sie beginnt ihre Entwickelung, während diese auf der Höhe ihrer Funktion steht, funktioniert eine Zeit lang mit ihr und übernimmt endlich allein die Harnausscheidung, während die Vorniere der Rückbildung anheimfällt. Diesen ganzen Komplex von Vorgängen hat man ohne Weiteres auch auf das Verhältnis zwischen Urniere und Nachniere übertragen. Man hat festgestellt, daß die Nachniere sich zu entwickeln beginnt, ehe die Urniere die volle Ausbildung erreicht, man hat ferner beide eine Zeitlang nebeneinander in dem gleichen Embryo gesehen und schließlich einen Involutionsvorgang der Urniere beobachtet, sich an diesen Thatsachen Genüge sein lassen und sofort die analogen Beziehungen zwischen Urniere und Nachniere als feststehend hingenommen. Es ist ein großes Verdienst von Keibel, daß er seinen Schüler Weber (1897) veranlaßte, das Verhältnis zwischen Urniere und Nachniere einer erneuten Kritik zu unterziehen. Die ganze Untersuchung Weber's spitzt sich schließlich auf die Beantwortung der Frage zu, funktioniert die Urniere der Säuger oder funktioniert sie nicht? — An der Hand der Weber'schen Darstellung werde ich zunächst die Entwickelung der Urniere rekapitulieren, dann versuchen, ihre eventuelle Funktionsdauer zu bestimmen, weiter feststellen, zu welcher Zeit der Urnierenentwickelung die Nachniere die ersten funktionsfähigen Harnkanälchen ausgebildet hat, also als Ablösungsorgan in Frage kommt, und zum Schluß endlich werde ich ganz kurz über die auf anderem Wege (chemische Untersuchungen) gewonnenen Resultate berichten.

Wir haben im Abschnitt „Urniere" festgestellt, daß die Urniere bei den einzelnen Säugern eine ganz verschiedene Höhe der Entwickelung erreicht, und eine Reihe aufgestellt, welche Schwein, Kaninchen, Mensch, Maulwurf, Meerschweinchen und Maus enthielt, wobei das Schwein die höchst entwickelte Urniere besaß, die Maus eine Urniere, welche keine Malpighi'schen Körperchen entwickelte, also eine volle Funktion nicht erreichen konnte. Die Maus wäre also mit ihrer Urniere den Selachiern mit ihrer Vorniere zu vergleichen, den einzigen Anamniern, welche keine funktionierende Vorniere nötig haben.

Die eventuelle Funktionsdauer der Urniere bestimmt Weber (1897) einerseits nach dem Auftreten der ersten völlig ausgebildeten Malpighi'schen Körperchen, andererseits nach dem Beginn der Rückbildung. Wenn auch die letzte Grenze nicht ganz genau ist, da ja die Rückbildung sich über einen größeren Zeitraum erstrecken kann, so ist sie zum Vergleiche doch brauchbar, und wir werden sehen, daß sie genügt. Bei Bestimmung der Funktionsdauer hat die Maus selbstverständlich auszuscheiden. Für das Meerschweinchen ist die Zeitspanne der vollen Funktion eine sehr kurze, die ersten vollausgebildeten Glomeruli finden wir bei einem Embryo am 23. Tage nach dem letzten Wurfe und bereits am 28. Tage sind deutliche Rückbildungserscheinungen an der Urniere vorhanden. Bei dem Maulwurf fanden sich die ersten Glomeruli bei 7 mm langen Embryonen, während Rückbildungserscheinung an der Urniere schon bei 9 mm langen Embryonen begannen. Bei dem Menschen müssen die ersten funktionierenden Glomeruli bei 7 mm langen Embryonen angenommen werden, die Rückbildung beginnt aber erst bei 22 mm

langen Embryonen. Noch vorteilhafter liegen die Grenzen beim Schwein, wo Embryonen von 17 Tagen und 6—7 mm Länge schon gut entwickelte Glomeruli besitzen und wo die Involution der Urniere frühestens bei Embryonen von 5 cm Länge beginnt. Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die Urniere des Meerschweinchens und des Maulwurfs nur eine außerordentlich kurze Funktionsdauer besitzen können, dagegen die des Menschen und des Schweines eine recht erhebliche.

Sprechen diese eben angeführten Beispiele sehr zu Gunsten einer sekretorischen Thätigkeit der Urniere, so werden wir durch den Vergleich zwischen beginnender Rückbildung der Urniere und dem Auftreten der ersten funktionierenden Malpighi'schen Körperchen der Nachniere sofort eines andern belehrt. Beim Meerschweinchen ist die Nachniere zur Zeit der beginnenden Involution der Urniere erst im Beginne ihrer Anlage; die metanephrogenen Kappen sitzen den Ampullen der Sammelgänge auf und liefern die ersten Harnkanälchen, von einer Anlage von Glomeruli oder von einem Durchbruch in die Sammelröhren ist noch nicht die Rede. Beim Maulwurf findet sich gleichfalls zur Zeit der einsetzenden Rückbildung der Urniere noch keine ausgebildeten Glomeruli in der Nachniere. Noch auffallender wird der Vergleich bei dem Menschen — die ersten Degenerationserscheinungen an der Urniere sind bei 22 mm langen Embryonen festgestellt, aber erst bei 30 mm langen Embryonen sind ausgebildete Glomeruli in der Nachniere zu finden. Wir hätten also — angenommen die Urnieren des Meerschweinchens, des Maulwurfes und des Menschen funktionierten als Exkretionsorgan — die gewiß auffallende Thatsache, daß in der Zeit, in welcher der menschliche Embryo von 22 mm auf 30 mm wächst, also um über ein Drittel seiner bisherigen Größe zunimmt, die exkretorische Tätigkeit abzunehmen beginnt. Nur das Schwein führt den bisher angenommenen Entwickelungsgang wirklich aus, bei ihm treten die ersten Nachnierenglomeruli bei 25 mm langen Embryonen auf, während die Urniere erst bei 5 cm langen Embryonen in ihrer Thätigkeit nachzulassen beginnt.

Nach dieser Zusammenstellung würde die Möglichkeit einer Funktion als Harnorgan nur für die Urniere des Schweines gegeben sein, beim Mensch, Maulwurf, Meerschweinchen und Maus ist eine solche Funktion ausgeschlossen. Unter diesen Umständen gewinnen die in den vorhergehenden Abschnitten, p. 358 und 370, erwähnten Verhältnisse ihre besondere Bedeutung. Wenn bei dem Menschen neben der Vorniere auch die Urniere von der Funktion als Harnorgan ausgeschlossen ist und nur die Nachniere als solches in Thätigkeit tritt, dann haben wir in den Riesenglomeruli und den Harnkanälchen der ersten Etage wirklich ein provisorisches Harnorgan vor uns, welches einem augenblicklichen Bedürfnis so lange genügen muß, bis hinreichend Harnkanälchen neuer Ordnungen entstanden sind, um die bleibende Funktion zu übernehmen; ist diese Funktion durch die neuen Hauptkanälchen gesichert, geht die erste Generation zu Grunde.

Sind wir aber einmal so weit gelangt, die Funktion der Urniere bei den Säugetieren in Zweifel zu ziehen, so fragt es sich, ob überhaupt vor der Funktionsfähigkeit der Nachniere eine Harnausscheidung möglich ist. Weber (1897) berichtet darüber folgendes: Auf exakte Weise hat man die Frage der fötalen Harnsekretion durch chemische

Untersuchung festzustellen gesucht, doch haben die Experimente von Gusserow (1878), Döderlein (1890), Fehling (1879), Zuntz (1884), Prochownik, Wiener (1883), Krukenberg (1885) recht verschiedene Resultate ergeben. Gusserow experimentierte an Kreissenden und Schwangeren der letzten Monate, seine Erfahrungen sind also zur Frage der Urnierenfunktion nicht zu verwerten. Preyer (1885) folgerte aus der Anwesenheit der Hippursäurebildung im Fötus, daß schon lange vor der Geburt in der Niere des Embryos dieselben chemischen Prozesse wie bei dem Erwachsenen ablaufen. Fehling (1879) fand im Fruchtwasser junger Embryonen eine sehr geringe Menge von Harnstoff, einen Gehalt, welcher nicht einmal der Harnstoffmenge des Blutes gleichkommt. Der gefundene Harnstoff beweist also nichts für eine Funktion der Urniere und Fehling legt deswegen auch für seine Ausscheidung der osmotischen Thätigkeit der Nabelschnurgefäße eine viel größere Bedeutung bei. Auch die Abhängigkeit der Fruchtwassermenge von dem höheren oder tieferen Sitzen der Placenta läßt wohl einen Schluß zu auf die Bedeutung der extraembryonal in der Fruchtblase stattfindenden Diffusionsvorgänge. Döderlein fand an allen seinen Rindsembryonen aus verschiedenen Altersstufen in der Allantoisflüssigkeit Harnbestandteile, auch im jüngsten Embryo. Weber betont gegenüber den Resultaten Döderlein's, daß 1) in dem Momente, wo der Sinus urogenitalis sich nach außen öffnet, eine Mischung von Allantois- und Amniosflüssigkeit eintritt, und 2), daß bei den Döderlein'schen Versuchen gar keine Rücksicht genommen wurde auf die reiche Gefäßversorgung der Allantois und dem damit verbundenen Diffusionsvorgang. Aus den Untersuchungen von Zuntz und Cohnstein wissen wir, daß in den fötalen Nieren die Blutdruckverhältnisse für eine Sekretion die denkbar ungünstigsten sind, und zwar um so ungünstiger, je jünger der Fötus ist, da der arterielle Blutdruck kaum die Hälfte des Blutdruckes nach der Geburt beträgt und der venöse Blutdruck viel höher ist. Krukenberg injizierte dem Muttertier Jodkali, konnte es aber in der veraschten fötalen Niere nicht nachweisen: er kommt durch seine Experimente zu der Ansicht, daß eine regelmäßige Thätigkeit der fötalen Niere nicht existiert. Endlich hat Ahlfeld an Föten mit völligem Mangel beider Nieren den Nachweis erbracht, daß ein intrauterines Wachstum des Embryos ohne Nierenfunktion möglich ist.

Aus allen angeführten chemischen Untersuchungen geht zum mindesten ein berechtigter Zweifel an der Funktion der Urniere und Niere während der Fötalperiode hervor, 1) sind positive Befunde für die Nichtfunktion der Nieren erhoben worden, und 2) sind alle positiven Befunde für die Funktion auch durch andere Vorgänge als gerade durch die Nierenfunktion erklärbar. Nimmt man ferner noch hinzu, daß in der ersten Zeit, wo die Urniere des Menschen funktionieren sollte, ein Aufnahmebehälter für ihre Sekretion nicht vorhanden ist, da der Sinus urogenitalis erst bei 14 mm langen Embryonen sich öffnet, und daß nirgends Stauungserscheinungen nachzuweisen sind, wie das z. B. Wheeler (1899) bei einer Abflußbehinderung der Petromyzontenvorniere fand, so ist die Funktion der Urniere auch in dieser Hinsicht eine sehr zweifelhafte. Da Meerschweinchen, Maulwurf und Maus sowieso ausgeschlossen sind, so bleibt nur eine Funktionsmöglichkeit für die Urniere des Schweines bestehen, aber auch hier wird die Funktion zweifelhaft, weil an der

Nachniere des Schweines eine provisorische Generation von Harnkanälchen nachzuweisen ist. Ich komme deshalb zu dem Schluß, daß eine Funktion der Urniere bei den meisten Säugern nicht eintritt und kann mich dabei auf die Thatsache stützen, daß die Urniere sämtlicher Säuger nur aus einer Reihe von Urnierenkanälchen besteht, während alle funktionierenden Urnieren ihre Kanälchen in mehreren Reihen übereinanderschichten.

Eine besondere Stellung nehmen in dieser Frage nur die Beuteltierembryonen ein. SELENKA (1887) findet die Urniere bei Beuteljungen des Opossum noch wochenlang nach der Geburt in Thätigkeit, die Nachniere aber sehr klein. Auch KEIBEL (1904) findet bei Echidna aculeata zur Zeit der Geburt die Urniere noch recht gut entwickelt und hält es für sehr wohl möglich, daß sie während des Aufenthaltes des jungen Tieres im Beutel des Muttertieres noch eine Zeit lang neben der Nachniere funktioniert. Es gilt aber für die Beuteljungen dasselbe, wie für die Anamnier, mit Ausnahme der Selachier, sie verlassen das Ei, resp. den mütterlichen Uterus in einem sehr unreifen Zustande, sodaß für sie in der Ausbildung der Urniere gleichsam ein larvales Organ geschaffen wird.

Schluß-Kapitel.

Theoretische Auffassung des Nierensystems der Vertebraten.

30. Vorniere.

Die theoretische Auffassung der Vorniere der Kranioten und ihre phylogenetische Ableitung von ausgebildeten exkretorischen Organen niederer Tiere setzt die Erledigung von drei Vorfragen voraus: 1) Welche Längenausdehnung kann die Vorniere innerhalb des Wirbeltierstammes erreichen? 2) Wie sind die sog. Segmentalorgane der Würmer gebaut und welche Beziehungen lassen sich zwischen ihnen und dem Vornierensystem der Kranioten feststellen? Endlich 3) Sind die Harnkanälchen des Amphioxus den Vornierenkanälchen der Kranioten homolog?

Haben wir diese Vorfragen beantwortet, so können wir eine allgemeine Auffassung der Vorniere entwickeln, und zwar müssen wir auch hier in drei Teile gliedern: die Auffassung der Drüsenteile der Vorniere, die Auffassung ihres Ausführungsganges, des primären Harnleiters, und endlich die Auffassung ihres filtratorischen Apparates.

Mögliche Längenausdehnung der Vorniere.

Ueber die ursprüngliche Ausdehnung der Vorniere hat bereits RÜCKERT (1888) eine Hypothese aufgestellt. Er nimmt an, daß die Vorniere der Wirbeltierahnen ursprünglich weiter kaudalwärts gereicht habe, als dies bei den jetzt lebenden Wirbeltieren der Fall ist, und daß sie in diesem ihrem kaudalen Abschnitt rudimentär geworden sei, d. h. sich nur in der Gestalt des primären Harnleiters erhalten habe. Diese Hypothese hat sich als berechtigt herausgestellt und kann durch eine ganze Reihe neuer Thatsachen gestützt werden. Ich gehe bei der Beweisführung von der Vorniere der Myxinoiden aus. Sie erstreckt sich, wie wir p. 108 festgestellt haben, durch die ganze Rumpfregion bis fast zur Kloake (11.—78. Segment); sie zeigt gleich von Anbeginn ihrer Anlage dadurch Besonderheiten, daß sie nicht, wie das bei

anderen Vornieren stets der Fall ist, voneinander getrennte Vornierenkanälchen entwickelt, welche segmental aus der Somatopleura entstehen und später durch Verschmelzung ihrer Enden den Sammelgang bilden; ihre Anlage bildet vielmehr eine kontinuierliche leistenförmige Verdickung der Somatopleura; in dieser kranio-kaudal gerichteten Leiste heben sich die Kanälchenanlagen in den einzelnen aufeinander folgenden Segmenten nur dadurch heraus, daß sie einmal umschriebene Auftreibungen dieser Leiste bilden, und zweitens, daß sie in jede dieser Auftreibungen trichterförmige Ausstülpungen der Leibeshöhle aufnehmen. Brächten diese Verdickungen der Leiste eine weniger auffallende Volumenzunahme hervor und bliebe die Bildung der Leibeshöhlentrichter aus, wie das bei allen rudimentären Anlagen mehr oder weniger der Fall ist, so würde die ganze Vornierenanlage aus einer soliden kontinuierlichen Wucherung der Somatopleura bestehen. Verharrte die Anlage auch bei weiterer Entwickelung auf dieser rudimentären Entwickelungsstufe und würde sie in ihm vom Mesoderm abgelöst, wie das wirklich bei den Myxinoiden im hinteren und vorderen Abschnitt der Vorniere nachgewiesen ist, so hätten wir eine Entwickelung des primären Harnleiters vor uns, wie sie die übrigen Anamnier — mit Ausnahme der Selachier und Gymnophionen — thatsächlich zeigen. Es liegt also der Gedanke nahe, den primären Harnleiter auch dieser Anamnier als einen rudimentär gewordenen kaudalen Abschnitt der Vorniere aufzufassen, von welchem nur der Sammelgang erhalten bleibt. Diese Auffassung läßt sich durch folgende Thatsachen begründen. Bei Teleostiern, Ganoiden, Petromyzonten, Dipnoern und Batrachiern haben wir zwischen einer speciellen Anlage der Vorniere und einer mesodermalen Anlage des primären Harnleiters unterschieden; bei den Batrachiern und Dipnoern ist die specielle Vornierendrüsenanlage wie bei den Myxinoiden eine über mehrere Segmente sich erstreckende kontinuierliche Anlage, sie ist sowohl für die Kanälchen als für den Sammelgang bestimmt, und beide differenzieren sich erst später als getrennte Anlagen aus dem gemeinsamen Mutterboden. Weiter, bei Ganoiden, Petromyzonten und Batrachiern (p. 135, 160, 170) sind das kaudale Ende der speciellen Vornierenanlage und die kraniale Grenze des mesodermalen Harnleiters nicht mit Sicherheit zu bestimmen, da gewöhnlich nur die vorderen Vornierenkanälchen zur vollen Entfaltung gelangen, die hinteren überhaupt nur als unvollkommene Anlagen erscheinen. Das Unvollkommene tritt, je mehr wir uns der Grenzregion zwischen Vorniere und Harnleiter nähern, immer stärker hervor, und es ist in den Uebergangssegmenten niemals mit Sicherheit zu bestimmen, ob noch rudimentäre Vornierenanlage oder bereits Entwickelung des Harnleiters vorliegt. Hierzu kommt endlich, daß die vordere Hälfte des späteren Ausführungsganges bei den genannten Vertebraten thatsächlich eine rudimentäre Vorniere darstellt. Fassen wir zusammen: wir haben erstens bei Myxinoiden eine Ausdehnung der Vorniere bis zur Kloake, sie entsteht als kontinuierliche Anlage; wir haben zweitens bei Teleostiern, Ganoiden, Batrachiern, Petromyzonten und Dipnoern eine kontinuierliche Anlage von specieller Vornierendrüse und von primärem Harnleiter; wir haben drittens bei Ganoiden, Petromyzonten und Batrachiern einen allmählichen Uebergang zwischen specieller Vornierendrüsenanlage und Anlage des primären Harnleiters; wir haben endlich viertens eine kontinuierliche Anlage des primären Harnleiters, welche in dem kranialen Abschnitt sicher als rudimentäre Vornieren-

anlage auftritt; ich denke, unter Berücksichtigung dieser Thatsachen erscheint die Hypothese berechtigt, daß nicht nur der kraniale Abschnitt, sondern der gesamte primäre Harnleiter, soweit er aus dem Mesoderm hervorgeht, einer rudimentären Vorniere entspricht. Ich habe mich deswegen in dem allgemeinen Kapitel zur Vorniere (p. 91) für berechtigt gehalten, von einer Gesamtanlage der Vorniere zu sprechen, die so weit reicht, als Vornierenbestandteile, seien es nun Drüsenkanälchen oder Ausführungsgang, aus dem Mesoderm entstehen; die Gesamtanlage habe ich dann getrennt in eine specielle Vornierendrüsenanlage und in die Anlage des mesodermalen Endabschnittes des primären Harnleiters: die specielle Vornierendrüsenanlage ist gegeben durch die Entwickelung ausgebildeter und rudimentärer Vornierenkanälchen und des Sammelganges aus der gemeinsamen Anlage; zum mesodermalen Endabschnitt des primären Harnleiters wird derjenige Abschnitt der Gesamtanlage gezählt, welcher wohl noch Sammelgang, aber keine Kanälchen hervorgehen läßt. Durch diese Definition ist der Gegensatz, der bislang zwischen Sammelgang und mesodermalem Endabschnitt des primären Harnleiters bestand, aufgehoben, beide entstehen in gleicher Weise aus dem gleichen Mutterboden, nur daß bei dem ersteren die Anlagen der Vornierenkanälchen manifest werden, während sie bei dem anderen latent bleiben. Diese Ausführungen sind in teilweiser Uebereinstimmung mit den Ansichten von Boveri (1890), Wiedersheim (1890), Semon (1891), Price (1896), Rabl (1896), Wheeler (1899), Hatta (1900) und Brauer (1902).

Ich halte mich deshalb zu der Annahme berechtigt, daß sich bei Myxinoiden, Teleostiern, wahrscheinlich Ganoiden, Batrachiern, wahrscheinlich Dipnoern und Petromyzonten die Vorniere ursprünglich entlang der ganzen Leibeshöhle erstreckt hat, sich also in Segmenten befand, in welchen später Urnieren- und Nachnierenkanälchen auftreten.

Die Segmentalorgane
(Protonephridien, Nephridien, Nephromixien und Genitalkanälchen) der Anneliden und ihre Beziehung zu den Vornierenkanälchen der Vertebraten.

Das Problem der Ableitung der Vertebratenniere von dem exkretorischen System der Würmer ist ein altes. Bereits im Jahre 1870 weist Gegenbaur, fußend auf der Entdeckung der Vornierennephrostome der Petromyzonten durch Max Schultze (1856), in seinen Grundzügen der vergleichenden Anatomie darauf hin, daß das Harnsystem der Vertebraten in seiner einfachsten Form eine prinzipielle Uebereinstimmung mit dem der Würmer insofern zeige, als bei beiden Tierklassen die exkretorischen Kanälchen ihren Ursprung aus der Leibeshöhle nähmen. Dieser richtige Weg, der bereits so früh durch den Vergleich der **Vorniere** mit den Segmentalorganen der Anneliden eingeschlagen war, wurde wieder verlassen, als Semper (1875) und Balfour (1878) die Nephrostome der Selachierurniere entdeckten und nun, gestützt auf ihre detaillierten Beobachtungen (Vorhandensein von Nephrostomen; Beginn der exkretorischen Kanälchen im vorhergehenden, Ausmündung derselben im folgenden Segment; teilweises Uebertreten der exkretorischen Kanälchen in den Dienst des Genitalsystems), die Homologisierung der Segmentalorgane der Anneliden mit den Kanälchen der Urniere durchzuführen suchten. Gegen die Homologisierung sprachen einmal die Verschiedenheit der Ausmündung, bei den Urnierenkanälchen in einen Längskanal, bei den Segmentalorganen auf die äußere Oberfläche des Tieres, und zweitens die Existenz einer Vorniere, welche wenigstens ontogenetisch ein älteres Harnorgan als die Urniere darstellt. Semper betrachtete den primären Harnleiter als eine sekundäre Bildung, allerdings ohne zu berücksichtigen, daß er ontogenetisch vor

den Urnierenkanälchen auftritt; Balfour läßt ihn entstehen durch ein excessives kaudal gerichtetes Längenwachstum des ersten Urnierenkanälchens. Die Existenz der Vorniere leugnet Semper einfach und betrachtet sie nur als eine eigentümliche, später auftretende Modifikation des primären Harnleiters. Gegen die Hypothese von Semper und Balfour tritt Fürbringer (1878) auf und greift mit Recht auf die Gegenbaur'sche Theorie zurück; er stellt auf als erste Forderung für die Ableitung des Exkretionssystems der Vertebraten von dem niederer Formen die Verknüpfung beider durch die Vorniere und nicht durch die Urniere. Da die Vorniere der Vertebraten in ihrer Grundform aus einem ungegliederten Längskanal besteht, welcher in den einzelnen Segmenten je ein quer verlaufendes Vornierenkanälchen aufnimmt, so findet er den Anschluß des Vertebraten-Nierensystems nicht bei den gegliederten, sondern bei den ungegliederten Würmern, bei denen der Harnapparat gleichfalls aus einem ungegliederten Längskanal und einer Summe querverlaufender Harnkanälchen zusammengesetzt ist; sowohl bei den Vertebraten als bei den ungegliederten Würmern mündet der Längskanal in den Endabschnitt des Darmes resp. in die Kloake ein. In dem Streit zwischen genannten Forschern, zu denen sich noch Eisig (1878) gesellt, ist sicher, soweit die damaligen Kenntnisse reichten, Fürbringer im Recht, in der That giebt auch Balfour (1881) in der zweiten Auflage seiner „Vergleichenden Entwickelungsgeschichte" insofern seinen früheren Standpunkt auf, als er die Vorniere als älteres Harnorgan anerkennt und sie das einzige Exkretionsorgan der ungegliederten Vorfahren der Chordaten bilden läßt.

Trotzdem muß heute die Fürbringer'sche Theorie, soweit sie den Anschluß der Vorniere an die ungegliederten Würmer sucht, als widerlegt gelten; die epochemachende Entdeckung Rückert's (1888), daß die Vornierenkanälchen der Selachier sich als Segmentalkanälchen vor Ausbildung eines Ausführungsganges entwickeln, und ihre Bestätigung für sämtliche übrigen Wirbeltierklassen macht es uns unmöglich, den Anschluß des Vertebraten-Nierensystems an das Nierensystem der ungegliederten Würmer zu suchen, und erlaubt nur noch die Homologie mit den Segmentalorganen der Anneliden. Auch der Nachweis Boveri's, daß der Amphioxus keinen Ausführungsgang, sondern nur Harnkanälchen besitzt, welche in jedem Segment Leibeshöhle mit äußerer Oberfläche des Tieres verbinden, scheint eine einwandfreie Bestätigung der ontogenetischen Verhältnisse bei den Kranioten zu liefern.

Durch die Rückert-Boveri'schen Entdeckungen ist scheinbar zwangslos der Uebergang zu den Segmentalorganen der Anneliden vorgezeichnet, trotzdem ist die Ableitung der Vornierenkanälchen der Wirbeltiere von den Segmentalorganen der Anneliden mit großen Schwierigkeiten verknüpft; dieselben liegen nicht auf der Seite der Wirbeltiere, sondern auf der Seite der Anneliden. Unter dem Begriff Segmentalorgane sind ganz heterogene Gebilde zu einer einheitlichen Gruppe zusammengefaßt worden, und wir haben uns zunächst mit den verschiedenen Formen, in welchen die Segmentalorgane der Anneliden auftreten, zu beschäftigen. Es sind 4 Formen, welche wir nach Goodrich (1895 u. 1900) zu unterscheiden haben:

1) Das Protonephridium (Fig. 242 p. 383, 243a, 244a p. 386), wie es in der Kopfniere der Larve und bei einigen erwachsenen Polychäten vorkommt: es stellt ein queres Kanälchen dar, welches unter dem Cölomepithel des zugehörigen Segmentes blind beginnt und auf der Außenfläche des Tieres im gleichen Segment nach außen mündet. Es läßt mehrere Teile erkennen, erstens das Wimperkölbchen, sein erweitertes, blindes Anfangsstück, welches zweitens in einen gewundenen Schlauch, den Nephridialschlauch, übergeht, dieser seinerseits setzt sich in den Ausführungsgang fort, welcher mit einer Oeffnung, dem Nephridialporus, nach außen mündet. Das Wimperkölbchen ist gewöhnlich mit Solenocyten (p. 102) besetzt. Die Funktion des Protonephridium ist eine exkretorische.

2) Das Nephridium (Fig. 242, 243 b p. 385) ist genau wie das Protonephridium gebaut, besitzt aber kein Wimperkölbchen, sondern statt desselben einen offenen Cölomtrichter (Nephrostom), welcher sich in den Cölomsack des vorhergehenden Segmentes öffnet. Nephridialschlauch und Ausführungsgang verhalten sich wie bei dem Protonephridium: das Nephrostom ist mit Flimmerzellen ausgekleidet, dagegen fehlen Solenocyten. Die Funktion des Nephridium ist eine exkretorische, doch kann es unter Umständen auch als Ableitungsweg für die Geschlechtszellen dienen.

3) Das Genitalkanälchen[1]) (Fig. 242 p. 383, 243 a u. b, 244 a p. 386), welches mit einem weiten Trichter, dem Cölomostom, beginnt, gegen die Oberfläche des Tieres sich verjüngend zuläuft, hier unter derselben meist blind endigt und erst zur Zeit der Reife der Geschlechtsprodukte eine vorübergehende Oeffnung nach außen gewinnt. In den Segmenten, wo es zur Entwickelung von Geschlechtsdrüsen kommt, dienen diese Genitalkanälchen als Ausleiter der Geschlechtszellen.

4) Die Nephromixia (Fig. 242 p. 383, 244 b p. 386), welche aus einem Cölomostom, einem Nephridialschlauch und einem Ausführungsgang sich zusammensetzt; sie ist also ein Mischprodukt eines Nephridium und eines Genitalkanälchens. Sie dient in dem gleichen Tier bald als Exkretionskanälchen, bald als Geschlechtsleiter; dient sie als exkretorisches Kanälchen, so ist gewöhnlich der Nephridialschlauch sehr stark entwickelt; dient sie als Geschlechtsleiter, so ist der Nephridialschlauch außerordentlich reduziert, und man gewinnt den Eindruck, als ob das Cölomostom direkt an den Ausführungsgang angeschlossen wäre. Die Ausbildung der Nephromixien zu ihren verschiedenen Funktionen ist bei den einzelnen Species eine wechselnde, indem wir auf der einen Seite Tiere haben, in welchen die Nephromixien der vorderen Segmente die exkretorische Funktion und die Nephromixien der hinteren Segmente die Geschlechtsfunktion übernehmen, auf der anderen Seite Tiere, bei denen das Verhältnis gerade umgekehrt ist.

Was das Vorkommen dieser 4 Typen der Segmentalorgane bei den einzelnen Species anbetrifft, so schließen sich Protonephridium und Nephridium beim erwachsenen Tiere aus, d. h. entweder kommt in einem Segment ein Nephridium oder ein Protonephridium vor. Die larvalen Kopfnieren treten gewöhnlich nur als Protonephridien auf, die bleibenden Exkretionsorgane sind gewöhnlich entweder Nephridien oder Protonephridien, dagegen kommen Genitalkanälchen und Exkretionskanälchen, seien es nun Nephridien oder Protonephridien, miteinander im gleichen Segment vor, sie können dann voneinander unabhängig sein oder miteinander in Verbindung treten. Die Anzahl der Segmente, welche Nephridien und Genitalkanälchen enthalten, schwankt, und zwar wird die Zahl beeinflußt durch den Bau der Dissepimente; bei Species, in welchen die Dissepimente vollständig entwickelt werden, sind die einzelnen Abschnitte der Leibeshöhle vollständig gegeneinander abgeschlossen, dadurch muß die Zahl der Nephridien zunehmen, da

1) Ich brauche hier einen anderen Namen als GOODRICH (1900), welcher für diese Gebilde den Namen Cölomodukte vorschlägt. Wir sind in der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere gewöhnt, mit dem Wort „dukt“ den Begriff „Längskanal“ zu verbinden, und da, wie wir sehen werden, die Genitalkanälchen unter Umständen durch einen Längskanal verbunden sind, so möchte ich für diesen Längskanal die Bezeichnung Gonodukt aufsparen, während ich die Querkanälchen, welche den Gonodukt mit den Leibeshöhlen in Verbindung setzen, als Genitalkanälchen bezeichne.

ein Nephridium immer nur für ein Segment funktionieren kann, und die Zahl der Genitalkanälchen muß so groß werden, wie die Zahl der Segmente, in welchen es zur Anlage von Geschlechtsdrüsen kommt; bei Species, in welchen die Dissepimente unvollständig oder gar nicht entwickelt sind, bei denen infolgedessen nicht mehr eine Reihe von Cölomsäcken vorhanden, sondern sämtlich hintereinander gelegene Cölomsäcke zu einer einheitlichen Leibeshöhle verschmolzen sind, bei diesen Species kann die Zahl der Nephridien und die Zahl der Genitalkanälchen um ein Bedeutendes herabgemindert sein. Welchen Einfluß endlich das mehr oder weniger entwickelte Gefäßsystem auf die Anzahl der Nephridien ausübt, ist zur Stunde noch nicht zu bestimmen, weil wir noch nicht über das genügende Thatsachenmaterial verfügen.

Das Vorkommen von Nephromixien, die ja nach unserer Definition einem Nephridium plus einem Genitalkanälchen entsprechen, schließt selbstverständlich das gleichzeitige Vorkommen mit Nephridien oder Genitalkanälchen aus.

Die Verhältnisse der Protonephridien, der Nephridien und der Genitalkanälchen sind ohne weiteres klar, es wird wohl keiner die Berechtigung leugnen, sie als verschiedene Organe aufzufassen. Dagegen ist auf den ersten Blick nicht recht verständlich, warum wir in der Nephromixia einen besonderen Typus unterscheiden, im erwachsenen Tier sind ja das Nephridium und die Nephromixia vollkommen gleich gebaut, wir haben bei beiden einen Leibeshöhlentrichter, beim Nephridium das Nephrostom, bei der Nephromixia das Cölomostom und bei beiden den Nephridialschlauch und den Ausführungsgang; es frägt sich: welches Recht haben wir, den Leibeshöhlentrichter einmal als Nephrostom, das andere Mal als Cölomostom zu bezeichnen? Dieses Recht geht von selbst aus der Entwickelung beider hervor.

Die Entwickelung des Nephridiums verläuft in zwei Etappen, zuerst wird ein Protonephridum angelegt und dann dasselbe mit dem Cölomsack des vorhergehenden Segmentes verbunden. Die erste Anlage des Protonephridium ist noch nicht hinreichend klargestellt, dagegen ist die Umwandlung des Protonephridium in das Nephridium, d. h. die Erwerbung eines Nephrostomes, bekannt. Das Protonephridium nimmt nach den Untersuchungen von Hatschek (1878), Lang (1882, 1903), Vejdovsky (1884, 1888—1892), Bergh (1885, 1888, 1890), E. Meyer (1887, 1888, 1901), Bürger (1891, 1894), Wilson (1892, 1894), Goodrich (1895, 1900), seinen Ausgang von einer einzigen Zelle, die ich nach Vejdovsky als Trichterzelle bezeichnen will. Diese Trichterzelle liegt unmittelbar unter der Epidermis und soll nach den Untersuchungen von Bergh (1885, 1888, 1890), (Wilson 1892) und Goodrich (1895) in letzter Linie aus dem Ektoderm hervorgehen. Aus dieser Trichterzelle entwickelt sich durch fortgesetzte Teilung zunächst eine einreihige Zellkette, dann durch Auftreten und Zusammenfließen von intracellulären Lichtungen in den einzelnen Gliedern dieser Kette ein Drüsenschlauch, der Nephridialschlauch; dieser wieder verbindet sich mit einer leichten Einstülpung des Ektoderms, aus welcher vielleicht der ganze Abschnitt hervorgeht, welchen wir als Ausführungsgang bezeichnet haben. Mit der Erwerbung der Verbindung nach außen erreicht die ganze Anlage die erste Etappe, die Entwickelungshöhe des Protonephridium (Fig. 243a p. 385). Die Trichterzelle bewahrt stets ihre ursprüngliche Größe und bildet das innere blinde Ende des Protonephridium; die Zellen des Nephridialschlauches und des Aus-

führungsganges sind klein. Wenn das Protonephridium in das Nephridium übergeht, d. h. wenn es eine Verbindung mit dem Cölom gewinnt, teilt sich die Trichterzelle mehrfach und bildet einen Ring von Zellen, dieser Ring durchbricht die Cölomwand, seine Zellen entwickeln Flimmerhaare und bilden so das Nephrostom (Fig. 243 b p. 385). Wenn wir auch die Trichterzelle nicht mit Bestimmtheit abzuleiten vermögen, können wir doch sagen, daß die Trichterzelle sicherlich nichts mit dem Cölom zu thun hat und daß aus ihr mit Ausnahme des Ausführungsganges sämtliche Teile des Nephridium hervorgehen.

Die Beteiligung des Mesoderms an dem Aufbau des Protonephridium läßt sich durch folgende weitere Thatsachen ausschließen: Erstens die larvalen Kopfnieren, welche das Protonephridialstadium nicht überschreiten, entwickeln sich, bevor es zur Anlage eines Cölomsackes kommt, sie können also auf keinen Fall vom Mesoderm abgeleitet werden; zweitens ist die Existenz des Protonephridium nicht auf die Anneliden beschränkt, sondern kommt auch bei anderen Wurmklassen vor, bei denen ein Cölom nicht existiert, auch hier ist also eine Entwickelung auf mesodermaler Grundlage ausgeschlossen. Da das Nephrostom des Nephridium aus der Trichterzelle entsteht und nur in eine Lücke der Wand des Cölomsackes eingeschoben wird, ist also das Mesoderm an seiner Entwickelung unbeteiligt.

Ganz anders verhält sich die Nephromixia. Auch bei ihr lassen sich zwei Etappen in der Entwickelung nachweisen, bis zur ersten Etappe ist der Entwickelungsgang der gleiche wie bei dem Nephridium. Der Nephridialschlauch entsteht aus einer retroperitoneal gelegenen Trichterzelle; auch hier ist die Möglichkeit gegeben, daß diese Zelle in letzter Linie dem Ektoderm entstammt. Die Trichterzelle bildet wie bei der Entwickelung des Nephridium ein Protonephridium (Fig. 244 a p. 386). Der Entwickelungsgang der zweiten Etappe verläuft dagegen völlig verschieden: das Cölom schickt dem blinden Ende des Protonephridium eine Ausstülpung, die Anlage des Cölomostoms entgegen und erst durch Vereinigung von Cölomostom und Nephridialschlauch, resp. durch Durchbruch des Protonephridium in den Cölomtrichter, gewinnt die Nephromixia Verbindung mit der Lichtung des Cölomsackes (Fig. 244 b p. 386).

Aus der Entwickelung leitet sich also ohne weiteres die Berechtigung ab, das Nephrostom, welches aus der Trichterzelle entsteht, und das Cölomostom, welches aus dem Epithel des Cölomsackes hervorgeht, als zwei besondere, streng voneinander zu unterscheidende Bildungen zu betrachten.

Wir haben oben die Behauptung aufgestellt, daß die Nephromixia ein Mischprodukt sei, entstanden aus einem Protonephridium und einem Genitalkanälchen. Den Nachweis, daß in der Nephromixia ein Protonephridium enthalten ist, haben wir eben durch ihre Ontogenie geliefert, wir haben jetzt zu begründen, mit welchem Recht wir dem zweiten Bestandteil der Nephromixia, dem Leibeshöhlentrichter, die Bedeutung eines Genitalkanälchens zusprechen. Diesen Beweis führen wir auf doppelte Art, einmal unter Aufstellung einer phylogenetischen Entwickelungsreihe innerhalb der Anneliden und zweitens durch Vergleich der Ontogenie der Nephridien und Genitalkanälchen der Oligochäten mit der der Nephromixien bei Polychäten. Goodrich (1900), dem wir die Klarlegung dieser schwierigen Verhältnisse verdanken, stellt aus den Verhältnissen bei erwachsenen und jugendlichen Poly-

chäten eine phylogenetische Reihe auf, welche das allmähliche Ineinanderübergehen von Nephridium und Genitalkanälchen zeigt; die Polychäten sind, soweit es bis jetzt bekannt ist, die einzigen Anneliden, bei denen Nephromixien vorkommen. In Fig. 242 A bis I habe ich die Schemata, welche Goodrich für seine phylogenetische Ableitung der Nephromixia entworfen hat, wiedergegeben. In Fig. A ist ein hypothetisches Tier angenommen, bei welchem ein Protonephridium neben einem Genitalkanälchen vorhanden ist; das Protonephridium ist in allen Schemas durch die dicke schwarze Kontur, das Genitalkanälchen schraffiert dargestellt. Das Protonephridium beginnt mit dem Nephridioporus und endet verästigt, alle Seitenzweige sind gegen das Cölom geschlossen. Das Genitalkanälchen beginnt mit weiter Trichtermündung in dem Cölomsack des betreffenden Segmentes und endigt mit einem Genitalporus auf der äußeren Haut, durch seinen Kanal treten die Produkte des Cölomsackes, die Geschlechtszellen, nach außen. In Fig. B ist ein Zustand repräsentiert, wie wir ihn bei den Phyllodocidae und den Goniadae nachweisen können. Das Exkretionskanälchen befindet sich auf dem Stadium des Protonephridium, d. h. es ist gegen das Cölom zu abgeschlossen, und seine blinden Enden sind mit Solenocyten besetzt. Das Genitalkanälchen ist durch einen Cölomtrichter repräsentiert, der zur Zeit der Geschlechtsreife sich verlängert, aber nicht nach außen, sondern in das Protonephridium durchbricht. Die Geschlechtszellen treten durch das Cölomostom in das Genitalkanälchen ein, gelangen durch dieses in den Nephridialschlauch und durch dessen Ausführungsgang und den Nephridioporus nach außen. In Fig. C sind die Verhältnisse bei den Nephthyidae wiedergegeben: das Exkretionskanälchen befindet sich im Protonephridiumstadium, das Genitalkanälchen ist stark reduziert; die Austrittsart der Geschlechtszellen ist unbekannt.

In der zweiten Entwickelungsreihe, dargestellt durch die Fig. D, E und F, haben wir in D die Verhältnisse eines Repräsentanten der Capitelliden (Dasybranchus caducus): das Exkretionskanälchen befindet sich auf dem Nephridiumstadium, d. h. das blinde Ende des Nephridialschlauches hat sich geöffnet, die Wand des Cölomsackes durchbrochen und steht in offener Verbindung mit der Cölomhöhle. Neben dem Nephridium besteht ein Genitalkanälchen, welches von ihm vollständig unabhängig ist und zur Zeit der Geschlechtsreife eine Oeffnung nach außen gewinnt; die Geschlechtsprodukte erreichen die Außenwelt durch das Genitalkanälchen. Bei Dasybranchus gajolae und Tremomastus (Fig. E) haben wir die gleichen Verhältnisse, nur ist die Trichterwand des Cölomostoms mit der Trichterwand des Nephrostoms in Verbindung getreten. Die Geschlechtsprodukte gewinnen durch das Genitalkanälchen den Weg nach außen. In Fig. F haben wir die Verhältnisse der Nereiden. Das Exkretionskanälchen ist durch das Nephridium gegeben, das Genitalkanälchen ist unabhängig vom Nephridium, ist stark zurückgebildet; die Austrittsart der Geschlechtsprodukte nach außen ist unbekannt.

Die dritte Reihe endlich, repräsentiert durch die Fig. G, H und I, macht uns bekannt mit den Verhältnissen der Hesioniden, Sylliden, Spioniden, Terebelliden etc. Das Exkretionskanälchen von Hesione sicula, (Fig. G) wird repräsentiert durch ein Nephridium mit Nephrostom und Nephridioporus, das Genitalkanälchen durch einen sehr stark entwickelten Cölomtrichter, der in naher Verbindung steht mit dem

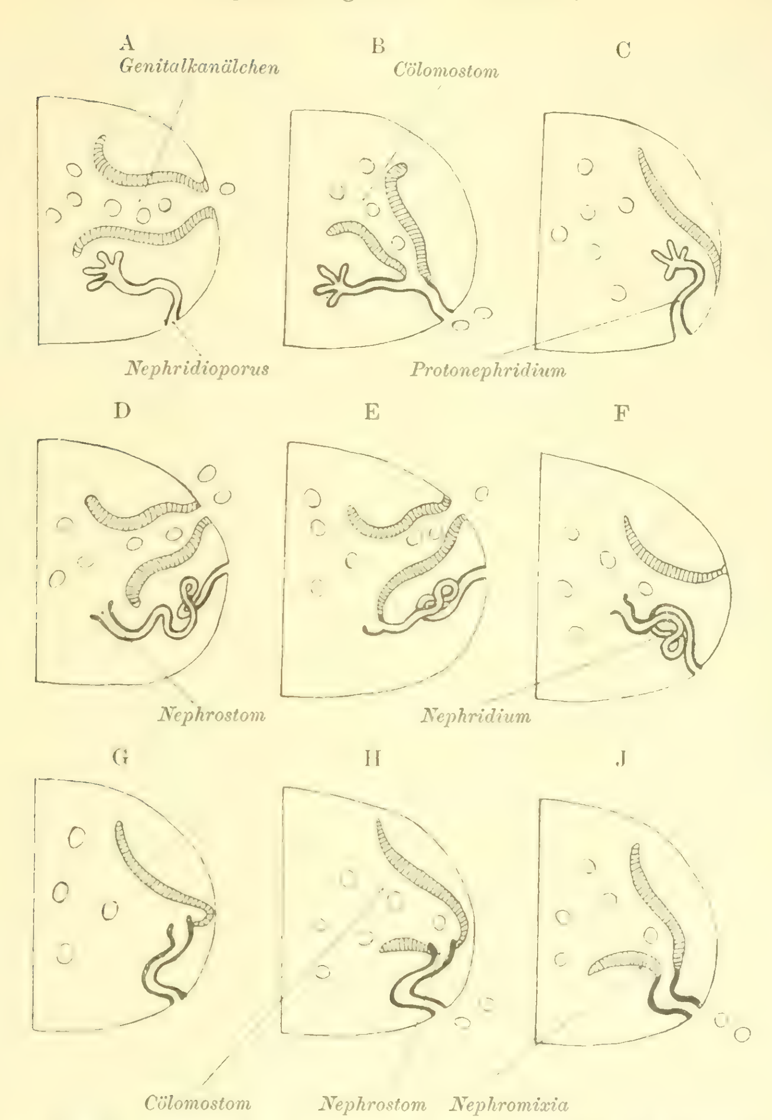


Fig. 242. 9 Schemata zur Darstellung der Beziehungen der Nephridien und Genitalkanälchen innerhalb der Polychäten. Protonephridium und Nephridium sind schwarz, die Genitalkanälchen schraffiert. A. Hypothetische Form mit Protonephridium und getrenntem Genitalkanälchen. — B. Verhältnisse bei Phyllodociden und Goniaden. Das Genitalkanälchen mündet in das Protonephridium. — C. Verhältnisse bei Nephthyiden. Protonephridium und zurückgebildetes Genitalkanälchen. — D. Verhältnisse bei Dasybranchus caducus (Capitelliden). Nephridium und getrenntes Genitalkanälchen. — E. Verhältnisse bei Dasybranchus gajolae und Tremomastus (Capitelliden). Das Nephrostom des Nephridiums und das Cölomostom des Genitalkanälchens treten miteinander in Verbindung. — F. Verhältnisse bei Nereiden. Nephridium, Genitalkanälchen zurückgebildet. — G. Verhältnisse bei Hesione. Das Cölostom des Genitalkanälchens tritt mit dem Nephrostom des Nephridiums im Verbindung. — H. Verhältnisse bei Irma (Hesioniden). Das Cölostom wird über das Nephrostom gestülpt. — J. Verhältnisse bei Sylliden, Spioniden und Terebelliden. Das Genitalkanälchen ist scheinbar verschwunden, persistiert aber als Cölomtrichter der Nephromixia. Nach GOODRICH (1900).

Nephrostom des Nephridium und der die Genitalzellen durch seine Wimperbewegung wahrscheinlich diesem zutreibt, so daß wir, die wirklichen Verhältnisse sind unbekannt, annehmen können, daß die Genitalzellen durch das Nephridium nach außen befördert werden. In der Fig. H haben wir die Verhältnisse der Genera Tyrrhena, Ophiodromus und Irma dargestellt. Die Verhältnisse zeigen gegenüber den bei Hesione nur den ein einen Fortschritt, daß die Verbindung zwischen Cölomostom und Nephridium sich immer inniger gestaltet. In Irma ist das Cölomostom derartig mit dem Nephridium verbunden, daß beide nur noch durch die verschiedene histologische Struktur auseinanderzuhalten sind. Endlich haben wir in der Fig. H die Verhältnisse von den Sylliden, Spioniden, Terebelliden etc. dargestellt. In jungen Tieren dieser Gattung ist das Genitalkanälchen repräsentiert durch eine geringere Anzahl zusammengehäufter Zellen des Cölomepithels an der vorderen Fläche des Dissipimentes direkt über der schmalen Oeffnung des Nephridium. In denjenigen Sylliden, bei welchen die Zahl der Segmente, welche Geschlechtsprodukte liefern, eine geringe ist, verhalten sich die Cölomostome, welche aus diesen Zellanhäufungen hervorgehen, in der genitalen und nicht genitalen Region verschieden. In der letzteren entwickeln sich die Cölomverdickungen an der hämalen Trichterwand des Nephrostom kaum viel weiter, so daß das Nephridium durch sein Nephrostom mit dem Cölomsack in Verbindung bleibt; in der Genitalregion dagegen entwickeln sich die Cölomepithelverdickungen weiter und bilden je einen mächtigen Trichter, in welchen das Nephrostom des Nephridiums einmündet. Wir sehen aus dieser Reihe die allmähliche Verbindung des Genitalkanälchens mit dem Protonephridium und dem Nephridium. Der Austritt der Geschlechtsprodukte kann sowohl durch das Genitalkanälchen, oder das Genitalkanälchen und das Protonephridium, oder das Nephridium mit und ohne Beteiligung des Cölomostoms erfolgen. Die für uns wichtigsten Verhältnisse sind in der unteren Reihe (Fig. G, H u. J) gegeben, wo die Aufpfropfung des Cölomostoms auf das Nephrostom dargestellt ist. Es ist nach dieser Reihe kein Zweifel, daß ein unvollständig ausgebildetes Genitalkanälchen sich mit einem Nephridium zu einem neuen Gebilde, der Nephromixia, verbinden kann.

Die gleichen Ergebnisse erhalten wir durch den Vergleich der Entwickelung von Nephridium und Genitalkanälchen bei den Oligochäten und der Entwickelung der Nephromixia bei Polychäten.

Bei den Oligochäten werden bei dem Auswachsen der Larve die Exkretionskanälchen als Protonephridien angelegt, die Genitalkanälchen stellen trichterförmige Aussackungen der Cölomsäcke dar (Fig. 243a). Im geschlechtsreifen Oligochäten haben sich die Verhältnisse so entwickelt, daß das Protonephridium in das Cölom durchgebrochen und dadurch zum Nephridium geworden ist; die genauen Verhältnisse dieses Prozesses haben wir oben geschildert; die Genitalkanälchen haben sich verlängert, die Haut erreicht und eine Oeffnung nach außen gewonnen. Das Endresulat dieses doppelten Prozesses sind zwei Kanälchen, welche den Cölomsack mit der Außenwelt verbinden, das eine Kanälchen (Nephridium) dient als Harnkanälchen, das andere (Genitalkanälchen) als Ausleiter der Geschlechtsprodukte. Bei den Polychäten haben wir im Larvenzustand die gleichen Verhältnisse wie bei den Oligochäten, die Harnkanälchen sind durch die Protonephridien dargestellt, Blindtaschen der Cölomsäcke entsprechen den Genital-

kanälchen. Im erwachsenen Polychäten haben wir nur ein Kanälchen, aber, wie das die Verfolgung der Entwickelung (s. p. 381) lehrt, ein zusammengesetztes, kein einheitliches Kanälchen, und dieses Kanälchen könnte sowohl als Harnkanälchen, als auch als Ausleiter der Genitalprodukte dienen. In Wirklichkeit sind diese zusammengesetzten Kanälchen in den einzelnen Segmenten verschiedenen

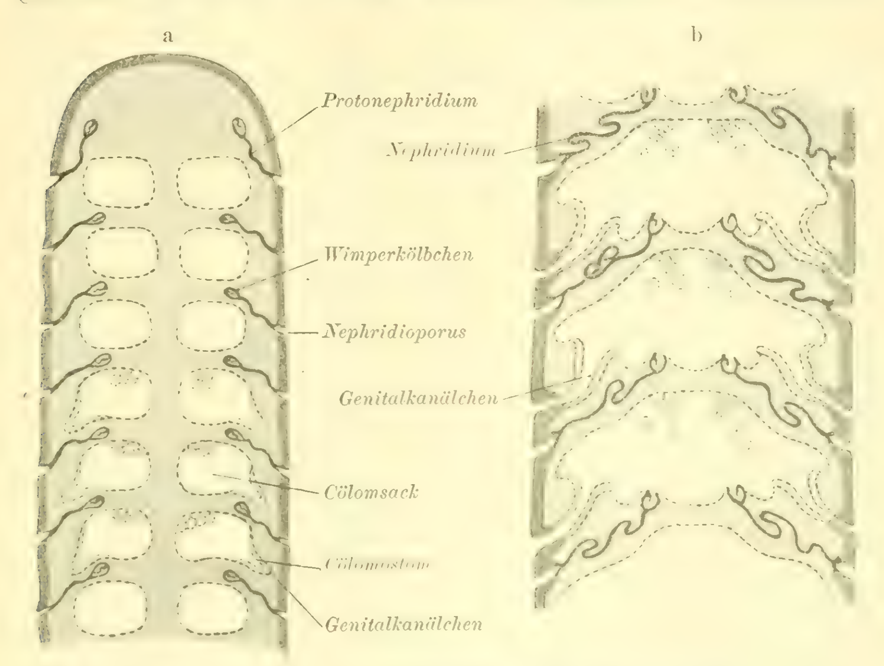


Fig. 243a. Schema eines jugendlichen Oligochäten (Larvenstadium). Die Protonephridien sind schwarz, die Cölomsäcke und die Genitalkanälchen gestrichelt dargestellt. Nach GOODRICH (1895).

Fig. 243b. Schema eines erwachsenen, geschlechtsreifen Oligochäten. Nach GOODRICH (1895). — Das Protonephridium ist in das Cölom durchgebrochen und damit zum Nephridium geworden. Die Genitalkanälchen haben die äußere Haut erreicht und eröffnen sich auf diese.

Funktionen zugeteilt, sie dienen gewöhnlich nur der Harnsekretion oder als Genitalproduktenleiter, als Harnkanälchen haben sie gut entwickelte Nephridialschläuche, als Genitalzellenleiter sind die Nephridialschläuche stark reduziert, und man erhält den Eindruck, als ob das Cölomostom sofort dem Ausführungsgang des Nephridium angeschlossen sei.

Auch dieser Vergleich rechtfertigt die Aufstellung von vier Typen von Segmentalorganen, und zwar haben wir zwei Grundtypen, aus denen die übrigen hervorgehen, das Protonephridium und das Genitalkanälchen, aus dem Protonephridium kann sich erstens durch Entfaltung des Wimperkölbchens und Durchbruch desselben in das Cölom das Nephridium entwickeln, aus dem Protonephridium kann sich zweitens durch Entfaltung des Wimperkölbchens und Durchbruch desselben in das blinde Ende des Genitalkanälchens die Nephromixia entwickeln; das Nephridium ist ein weiter entwickeltes Protonephridium, die Nephromixia eine Zusammensetzung aus Nephridium und Genitalkanälchen.

Mit diesen Kenntnissen können wir an die Lösung der Frage herantreten, an welchen der vier Typen der Segmentalorgane sollen wir die Vornierenkanälchen der Kranioten anschließen. Wir erinnern uns zunächst, daß die Vornierenkanälchen sämtlicher Vertebraten als manifeste oder latente Ausstülpungen der Cölomwand entstehen, damit

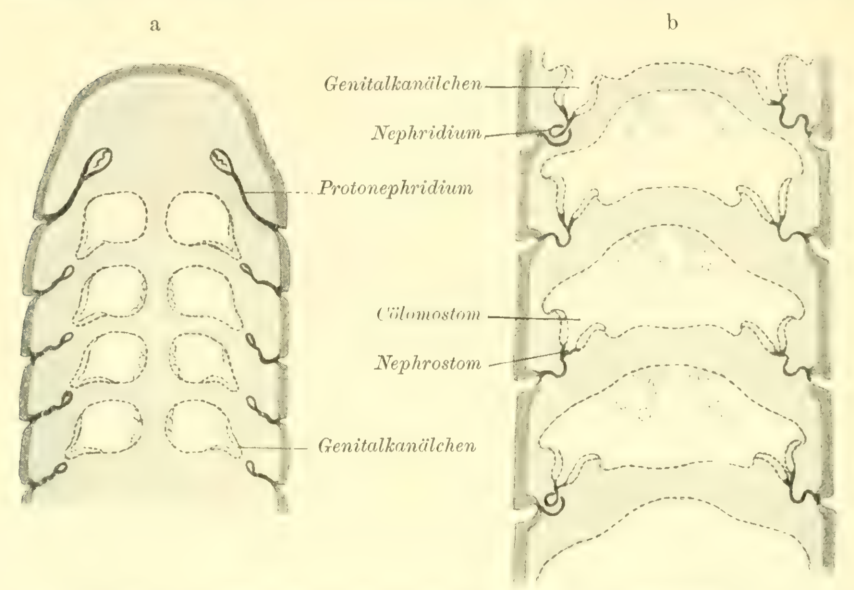


Fig. 244a. Schema eines jugendlichen Polychäten (Larvenstadium). Die Protonephridien sind schwarz, die Cölomsäcke und Genitalkanälchen gestrichelt dargestellt. Nach Goodrich (1895).

Fig. 244b. Schema eines erwachsenen Polychäten. Nach Goodrich (1895). — Die Genitalkanälchen haben sich dem Wimperkölbchen der Protonephridien genähert, die Wimperkölbchen haben ein Nephrostom gebildet, das in den Grund des Genitalkanälchens durchgebrochen ist.

sind von vornherein die Typen zum Vergleich ausgeschlossen, welche sich ohne Anteil der Cölomsäcke entwickeln, das sind die Protonephridien und Nephridien; also gerade diejenigen Kanälchen, welche man a priori zum Vergleiche heranziehen würde und thatsächlich auch herangezogen hat, gerade die Kanälchen sind vom Vergleiche von vornherein ausgeschlossen. Wenn die oben angeführten Thatsachen zu Recht bestehen – und ich habe keinen Grund, an ihnen zu zweifeln, namentlich nicht an den Darstellungen Vejdovsky's über die Entstehung des Nephrostoms der Nephridien — können wir gar nicht anders vorgehen.

Wollen wir also Vornierenkanälchen der Kranioten und Segmentalorgane der Anneliden miteinander vergleichen, so können wir das Homologon für das Vornierenkanälchen nur in dem Genitalkanälchen resp. in dem Cölomostom der Nephromixia finden, d. h. die Vornierenkanälchen sind nicht den Nephridien, sondern den Genitalkanälchen der Anneliden homolog.

Für unsere Entscheidung ist eine neuerdings von Joseph (1905) gemachte Beobachtung von Interesse. Joseph untersuchte die be-

reits von KIRKALDY (1894) in den Vornierenkanälchen und von MAAS (1897) in der Epithelmasse der verschmolzenen inneren Vornierenkämmerchen der Myxinoiden aufgefundenen großen Zellen genauer, er stellte ihr Vorkommen bei jüngeren Tieren fest, bei älteren fehlen sie, und findet sie auffallend den Genitalzellen im Keimepithel ähnlich, sie haben die gleiche rundliche Form, einen spärlichen Protoplasmasaum um einen großen, kugelrunden, chromatinreichen Zellkern und verhalten sich puncto Kernteilung wie Genitalzellen, was namentlich die charakteristische Tetradenstellung der Chromatinkügelchen anbetrifft. Wir haben also hier Sackbildungen der Vornierenkanälchen (Vornierenkammern) vor uns, und in diesen Säcken treten genitalzellenartige Gebilde auf. Wir werden selbstverständlich die genauen Angaben und Abbildungen JOSEPH's abwarten müssen, ehe wir sie in einem bestimmten Sinne verwerten. Immerhin hätten wir in diesen Verhältnissen der Myxinoiden zusammen mit sichergestellten Angaben über die exkretorische Natur eines Teiles der Gonadensäcke des Amphioxus (ZARNIK 1904) einen wertvollen Beleg für unsere Hypothese; auf die exkretorische Funktion der Gonaden des Amphioxus gehe ich im nächsten Abschnitt ein. Die Schlußfolgerung, daß die Vornierenkanälchen der Kranioten von den Genitalkanälchen der Anneliden abzuleiten sind, ist selbstverständlich von weittragender Bedeutung; wir werden in den einzelnen Kapiteln auf sie zurückkommen.

Wir haben oben über die Längenausdehnung der Vorniere gesprochen und festgestellt, daß bei den meisten Anamniern sich der Nachweis führen läßt, daß Vornierenkanälchen in der ganzen Ausdehnung der Leibeshöhle zur Anlage kommen. Es würde dies dafür sprechen, daß die Leibeshöhle dieser Anamnier ursprünglich durch vollständige Dissepimente in einzelne gegeneinander abgeschlossene Abteilungen zerlegt wurde.

Sind die Harnkanälchen des Amphioxus den Vornierenkanälchen der Kranioten homolog?

BOVERI (1892), der Entdecker der Harnkanälchen des Amphioxus bejaht diese Frage, und es muß in der That zugestanden werden, daß ihm scheinbar eine ganze Reihe von Thatsachen die Berechtigung zu dieser Antwort giebt. Einmal hat BOVERI durch Fütterungsversuche mit Karmin sicher die exkretorische Natur der Harnkanälchen des Amphioxus nachgewiesen. Zweitens ist der Verlauf beider Kanälchenarten ein übereinstimmender: beide Kanälchen beginnen in der Somatopleura des Cölomsackes und laufen nach außen gegen das Ektoderm. Die Harnkanälchen des Amphioxus münden zwar auf dem Ektoderm nach außen, während die Vornierenkanälchen der Kranioten nur bis zur Berührung mit dem Ektoderm kommen. Dieser Unterschied ist aber für BOVERI deswegen ein untergeordneter, weil er sich auf die Angaben von RÜCKERT (1888) und von mir (1891) berufen kann, daß die Vornierenkanälchen sich vorübergehend mit dem Ektoderm verbinden. Wie aus der speciellen Darstellung (p. 148) hervorgeht, ist die Verbindung der Vornierenkanälchen mit dem Ektoderm bei den Selachiern nicht bestätigt worden, und auch ich kann meine damalige Behauptung, daß die Vornierenkanälchen mit dem Ektoderm verschmelzen, nicht aufrecht erhalten; übrigens verhindert der Nachweis der Nichtverbindung durchaus nicht den Versuch, beide Kanälchenarten miteinander zu homologisieren. Ferner ist die Anordnung

beider Kanälchen in Uebereinstimmung. Zwar sind die Harnkanälchen des erwachsenen Amphioxus branchiomer, die Vornierenkanälchen der Kranioten myomer angeordnet, allein das ist kein tiefgreifender Unterschied, weil in der ersten Entwickelung des Amphioxus die Zahl der Kiemen mit der der Myomeren übereinstimmt. Auch die Thatsache, daß die Harnkanälchen des Amphioxus im Bereiche der Kiemen, die Vornierenkanälchen erst hinter denselben zur Entwickelung gelangen, kann nicht gegen BOVERI verwendet werden, da durch PRICE (1896) nachgewiesen ist, daß bei Myxinoiden in denjenigen Segmenten, in welchen die vordersten Vornierenkanälchen zur Anlage gelangen, auf früherer Entwickelungsstufe auch Kiemen entwickelt werden. Endlich wäre noch zu Gunsten der BOVERI'schen Hypothese ein Vergleich anzustellen zwischen den sogen. Glomerulis des Amphioxus und den äußeren Glomerulis der Kranioten; sie haben beide die gleiche Lage und über beiden ändern die Cölomepithelzellen ihren Charakter, beim Amphioxus in allerdings ganz specifischer Art und Weise. Es ist also eine ganze Summe von Gründen, welche für BOVERI sprechen, und doch können wir mit den im vorhergehenden Kapitel gewonnenen Kenntnissen nicht zu der gleichen Antwort auf die oben gestellte Frage wie BOVERI kommen.

Ich habe in der speciellen Darstellung der Nierenverhältnisse des Amphioxus die Behauptung von GOODRICH (1902) verwendet, daß die Harnkanälchen des Amphioxus nicht mit dem Cölom in Verbindung stehen, sondern unter ihm mit blinden Taschen enden, welche ihrerseits mit Solenocyten besetzt sind. Mit diesem Nachweis würden wir im Stande sein, die Harnkanälchen des Amphioxus sofort mit den Protonephridien der Anneliden zu homologisieren, sind aber die Harnkanälchen des Amphioxus den Protonephridien homolog, so können sie nicht homolog sein den Vornierenkanälchen der Kranioten, denn diese hatten wir von den Genitalkanälchen der Anneliden abzuleiten versucht. Das Protonephridiumstadium scheint aber nur eine Etappe in der uns unbekannten Entwickelung des Amphioxusharnkanälchens zu bilden. Mir haben inzwischen durch die Liebenswürdigkeit ihres Besitzers Originalpräparate BOVERI's vorgelegen, und ich habe mich an ihnen, soweit das bei den schwierigen Verhältnissen möglich ist, von der Existenz der Nephrostome überzeugt. Ich benutze die Gelegenheit, in Fig. 245 eine Figur BOVERI's zu reproduzieren, welche bei stärkerer Vergrößerung die Mündungsverhältnisse des Amphioxuskanälchens zeigt, und widerrufe ausdrücklich die Korrekturen, welche ich in meinen Figg. 47, 50 und 53 b an den BOVERI'schen Originalen nach den Angaben von GOODRICH vornahm. Angenommen aber, der Amphioxus hätte wirklich offene Nephrostomata, so würden wir die Harnkanälchen des Amphioxus doch nur den Nephridien der Anneliden gleich setzen können, nicht aber den Genitalkanälchen derselben. Man könnte mir einwenden, daß man bloß die Amphioxuskanälchen mit den Nephromixiae der Anneliden zu vergleichen brauche, um diese Uebereinstimmung zu erzielen; demgegenüber habe ich aber festzustellen, daß an den Nephrostomen der Amphioxuskanälchen Solenocyten nachgewiesen sind, nicht bloß von GOODRICH (1902), sondern auch neuerdings von BOVERI (1904) und ZARNIK (1904); Solenocyten kommen aber — soweit ich mich in der Litteratur unterrichten konnte — niemals an den Cölomostomen der Genitalkanälchen vor, es kann also im Harnkanälchen des Amphioxus keine Nephromixia repräsen-

tiert sein. Immerhin ist die Gegenwart von Solenocyten noch kein entscheidender Grund, da es denkbar ist, daß diese hoch specialisierten Zellen sowohl vom Ektoderm, als vom Mesoderm ausgebildet werden könnten. Liegt die Möglichkeit vor, die Harnkanälchen des Amphioxus mit den Protonephridien oder Nephridien der Anneliden, die Vornierenkanälchen der Kranioten mit den Genitalkanälchen derselben zu vergleichen, so würde die logische Verfolgung dieser Hypothese zu einem Vergleiche der Gonaden des Amphioxus einerseits mit den Vornierenkanälchen der Kranioten und den Genitalkanälchen der Anneliden andererseits führen. Betrachten wir zunächst die Gonaden des Amphioxus und die Genitalkanälchen der Anneliden, die letzteren stellen Kanälchen dar, welche vom Cölomsack gegen die Haut führen und hier blind endigen: erst zur Zeit der Geschlechtsreife gewinnen sie den Ausgang nach außen und können so als Ausleiter der Geschlechtsprodukte dienen; die Gonaden des Amphioxus stellen gleichfalls blind geschlossene Röhrchen dar, welche an ihrem Ende sackförmig erweitert sind, auch sie gewinnen erst zur Zeit der Geschlechtsreife die Oeffnung nach außen; entwickelungsgeschichtlich sind beide Erzeugnisse des mittleren Keimblattes. Der Unterschied zwischen beiden würde die Lage des Keimepithels bilden, bei den Anneliden im Cölomsack, bei dem Amphioxus im Genitalkanälchen, diese Inkongruenz läßt sich durch den Funktionswechsel des Cölomsackes erklären, ursprünglich als Gonadensack angelegt, wird er im weiteren Verlaufe zu einem großen Lymphraum, die speciellen Funktionen des Gonadensackes gehen infolgedessen auf sich abschnürende Wandteile über; wir sehen ja einen ähnlichen Funktionswechsel in der Phylogenie der Harnorgane eintreten, bei denen die Funktion der Leibeshöhle und ihres freien Glomerulus auf die BOWMAN'sche Kapsel und den inneren Glomerulus übergeht. Wie also kein Grund vorliegt, welcher gegen die Homologisierung von Genitalkanälchen der Anneliden und Gonade des Amphioxus spricht, so lassen sich auch Thatsachen aufzählen, welche

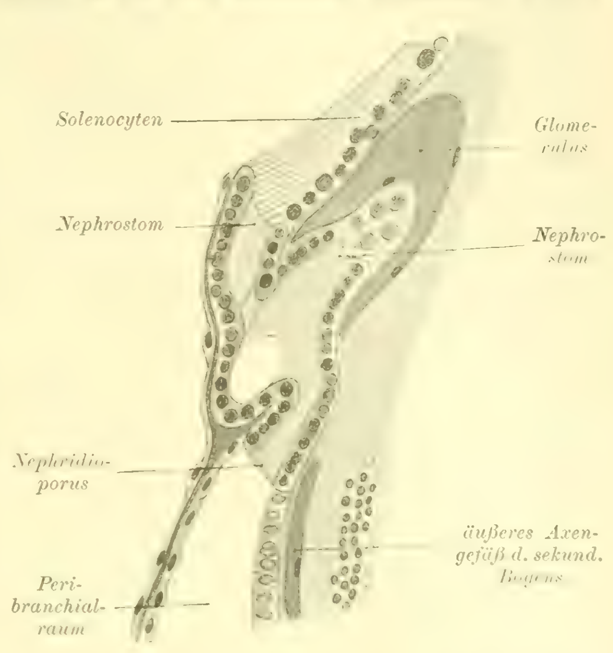


Fig. 245. Dicker Schnitt durch ein Nierenkanälchen des Amphioxus mit Umgebung, aus einem parallel den Kiemenspalten geführten Schnitt durch ein ganzes Tier stammend. Die Mündung des Nierenkanälchens in den Peribranchialraum ist der Länge nach getroffen. Vergr. 960:1. Nach BOVERI (1892).

einen Funktionswechsel der Gonade des Amphioxus zu einem Harnorgan beweisen. Zarnik (1904) beschreibt in der männlichen Keimdrüse unmittelbar vor der Reife eine sog. Exkretionsleiste, bestehend aus einem Haufen kleiner, Konkremente führender Zellen. Mit Hilfe der Murexidprobe konnte er nachweisen, daß diese Konkremente eine harnsaure Verbindung enthalten, daß sie also als Exkrete aufzufassen sind. Er kommt durch diese Beobachtung zu dem Schluß, daß die Keimdrüse des Amphioxus auch als Exkretionsorgan thätig ist. Erinnern wir uns noch, daß Joseph, in der Epithelmasse der gewucherten und verschmolzenen inneren Vornierenkammern Riesenzellen fand, welche in allen Details und vor allem in ihrer Mitose den Genitalzellen glichen, so hätten wir in der Vorniere der Myxinoiden vielleicht (!) ein Organ vor uns, das in seinen vorderen Segmenten noch den Charakter des Genitalkanälchens, in seinen hinteren die des Harnkanälchens zeigt.

Immerhin werden wir gut thun, die ganze Frage noch als offen zu betrachten und vor allen Dingen die Ontogenie der Harnkanälchen des Amphioxus abzuwarten. Entspräche das Amphioxuskanälchen einem Nephridium, so darf das Mesoderm an seiner Bildung nicht beteiligt, entspräche es einem Genitalkanälchen, so muß dasselbe an seiner Bildung beteiligt sein.

Auffassung des Drüsenabschnittes der Vorniere.

Nachdem wir die drei Vorfragen erledigt haben, kommen wir wieder zur Hauptfrage zurück: wie haben wir uns die Vorniere bei den Vorfahren der Kranioten vorzustellen? Ich beginne zunächst mit der Deutung des Drüsenabschnittes. Die Vorniere war ursprünglich kein Exkretionsorgan, sie bestand aus einer Summe von einzelnen unabhängigen Kanälchen, den Genitalkanälchen, welche die Aufgabe hatten, die Geschlechtsprodukte aus der Leibeshöhle nach außen zu führen. Da die Leibeshöhle noch in einzelne voneinander völlig getrennte Abschnitte, Gonadensäcke (Hatschek 1878, E. Meyer 1887, Lang 1903), zerfiel, waren so viel Genitalkanälchen notwendig, als Leibeshöhlenabschnitte Geschlechtszellen erzeugten. Die Bildung der Geschlechtszellen war auf bestimmte Zeitabschnitte beschränkt, infolgedessen gewannen die Genitalkanälchen zur Zeit der Reifung der Geschlechtszellen eine Verbindung mit der Außenwelt. Vor der Reifezeit stellten sie einfache Trichter dar, deren blinde Enden mehr oder weniger weit ausgezogen waren. Da wir bei den meisten Anamniern eine Ausdehnung der Gesamtanlage der Vorniere über die ganze Leibeshöhle annehmen mußten, muß auch der hypothetische Vorfahr eine sich über den größten Teil seines Körpers ausdehnende Genitalregion besessen haben; das ist in der That bei einzelnen Anneliden der Fall.

Nehmen wir eine solche Ausdehnung der Ahnen-„Vorniere“ an, so sind alle bis zur Stunde bekannten Vornieren als rudimentäre Anlagen aufzufassen. Die Reduktion infolge rudimentärer Entwickelung kann eine doppelte sein, (p. 84) sie kann einmal ganze Segmente betreffen, d. h. in so und so viel Rumpfsegmenten wird kein Vornierenkanälchen mehr angelegt, oder sie kann das einzelne Segment betreffen, indem dasselbe wohl angelegt, aber nicht zur vollen Entwickelung gebracht wird. Ich unterscheide deshalb zwischen Vornieren, welche in der Anlage reduziert sind, d. h. solchen, deren Anlage sich nicht mehr

über alle Segmente erstreckt (Reduktion am Ganzen), und solchen, welche in der Ausbildung des einzelnen Segmentes reduziert sind (Reduktion an den Teilen); beide Reduktionsarten sind gewöhnlich nebeneinander am gleichen Tiere vorhanden. Zu diesen beiden, während der Entwickelung in Thätigkeit tretenden Reduktionsprozessen kommt endlich noch ein dritter hinzu, die Reduktion der Vorniere durch Rückbildung bereits ausgebildeter Kanälchen.

Die Reduktion an den Teilen tritt regelmäßig im kaudalen Abschnitt der Vornierenanlage auf und trennt infolgedessen an jeder Vornierenanlage, sei sie nun am Ganzen reduziert oder nicht, zwei Teile voneinander, einen kranialen zur höheren Ausbildung gelangenden, welcher Kanälchenanlagen und Sammelganganlage differenziert, und einen kaudalen, zu geringerer Ausbildung gelangenden, welcher die Kanälchenanlage nicht mehr differenziert, sondern nur noch Sammelgang entwickelt. Ich habe deswegen in der Uebersicht der Vornierenentwickelung (p. 91) unterschieden: 1) zwischen Gesamtanlage der Vorniere, sie entspräche der ganzen mesodermalen Anlage, 2) zwischen Anlage der Vornierendrüse, sie entwickelt Vornierenkanälchen und Sammelgang, und endlich 3) zwischen mesodermaler Anlage des primären Harnleiters, sie entwickelt nur noch den Sammelgang. Der primäre Harnleiter, soweit er aus dem Mesoderm hervorgeht (mesodermaler Endabschnitt des primären Harnleiters, p. 91), entspricht also einem kaudalen Vornierenabschnitt, dessen Vornierenkanälchen nicht mehr zur Entwickelung gelangen.

Wenn wir an jeder Vorniere eine Gesamtanlage und eine specielle Anlage der Vornierendrüse unterscheiden, so kann eine Vorniere, was die G e s a m t a n l a g e betrifft, sehr hoch entwickelt sein und sich trotzdem im a u s g e b i l d e t e n Zustand auf einer niedrigen Stufe befinden, wenn die specielle Vornierendrüsenanlage nur wenige Segmente zählt; umgekehrt kann sich eine Vorniere in der Gesamtanlage stark verkürzt erweisen und trotzdem einzelne Segmente auf eine hohe Entwickelungsstufe bringen. Es geht also nicht an, schlechthin zwischen hoch und niedrig entwickelten Vornieren zu unterscheiden.

Ich gebe im Nachfolgenden zwei Uebersichten über die Vornierenentwickelung. Die eine Uebersicht ist nach Wirbeltierklassen geordnet und giebt an, wie sich Reduktion am Ganzen, Reduktion an den Teilen und endlich Reduktion des ausgebildeten Organes an den Vornieren der einzelnen Vertebraten geltend machen; die zweite Uebersicht zeigt an, bei welchen Tierklassen die einzelnen Teile eines voll ausgebildeten Vornierensegmentes vorkommen.

Ich sehe bei dieser Zusammenstellung ganz von der meist nur geringen Reduktion der Vornierenanlage am kranialen Pol ab.

1. Uebersicht.

Entwickelung der Vorniere und des einzelnen Vornierensegmentes in den einzelnen Wirbeltierklassen.

M y x i n o i d e n: Die Vorniere ist in der Anlage wahrscheinlich voll ausgebildet (11. bis wahrscheinlich 80. Rumpfsegment), sie wird in der Ausbildung um vielleicht nur 2 Segmente (79. und 80. Segment) reduziert. Am funktionierenden Nierensegment sind vorhanden: Hauptkanälchen, inneres Vornierenkämmerchen; es fehlen: Nephrostomalkanälchen, äußerer Glomerulus, äußere Vornierenkammer, Pseudonephrostomalkanälchen.

Teleostier: Die Vorniere ist in der Anlage voll ausgebildet (3. Rumpfsegment bis Ende der Leibeshöhle), in der Ausbildung auf 5 Segmente (3.—7. Rumpfsegment) reduziert. Die Ausbildung des funktionierenden Nierensegmentes zeigt insofern etwas Besonderes, als die 5 Vornierenkanälchen zur Bildung einer Vornierenfalte verschmelzen, und daß diese Vornierenfalte die Ausbildung der Teile übernimmt, welche sonst das einzelne Vornierensegment liefert. In diesem Sinne bildet das Vornierensegment der Teleostier: Hauptkanälchen, inneres Vornierenkämmerchen, äußeren Glomerulus; es fehlen: das Nephrostomalkanälchen, die äußere Vornierenkammer und das Pseudonephrostomalkanälchen.

Ganoiden: Die Vorniere ist in der Anlage wahrscheinlich voll entwickelt (3. Segment bis Kloake), in der Ausbildung wird sie auf 8 (3.—10. Rumpfsegment), eventuell mehr Segmente reduziert. Im Vornierensegment kommen zur Ausbildung: Hauptkanälchen, inneres Vornierenkämmerchen, Nephrostomalkanälchen (sekundär), äußerer Glomerulus, äußere Vornierenkammer, Pseudonephrostomalkanälchen, Nebenkanälchen; es fehlt: nichts.

Selachier: Die Vorniere ist in der Gesamtanlage stark (7.—10. resp. 12. Rumpfsegment, die Ausdehnung der Reduktion schwankt bei den einzelnen Famlien), in der Ausbildung wenig oder gar nicht reduziert. Im Vornierensegment wird entwickelt: das Hauptkanälchen; es fehlen: inneres Vornierenkämmerchen, Nephrostomalkanälchen, äußerer Glomerulus, äußere Vornierenkammer, Pseudonephrostomalkanälchen.

Petromyzonten: Die Vorniere wird in der Anlage voll entwickelt (7. metotisches Segment bis Kloake), dagegen in der Ausbildung stark reduziert (7.—12. metotisches Segment, die Ausdehnung der Reduktion schwankt bei den einzelnen Familien). Das Vornierensegment entwickelt: Hauptkanälchen, äußeren Glomerulus (?), äußere Vornierenkammer (vorübergehend); es fehlen: inneres Vornierenkämmerchen, Nephrostomalkanälchen und Pseudonephrostomalkanälchen.

Dipnoer: Die Vorniere ist in der Anlage voll entwickelt (5. metotisches Ursegment bis Kloake), in der Ausbildung dagegen auf 2 Segmente (5.—6. metotisches Ursegment) reduziert. Das Vornierensegment besteht aus: Hauptkanälchen, äußerem Glomerulus, äußerer Vornierenkammer (zuweilen); es fehlen: inneres Vornierenkämmerchen, Nephrostomalkanälchen, äußere Vornierenkammer (zuweilen), Pseudonephrostomalkanälchen.

Batrachier: Die Vorniere wird vollständig angelegt (1. resp. 3. Rumpfsegment bis Kloake), in der Ausbildung auf 3 (2.—4. Rumpfsegment, Anuren), oder 2 (1., resp. 3.—4., resp. 5. Rumpfsegment, Urodelen) Segmente reduziert. Im Vornierensegment gelangen zur Ausbildung: Hauptkanälchen, äußerer Glomerulus und äußere Vornierenkammer (vorübergehend): es fehlen: inneres Vornierenkämmerchen, Nephrostomalkanälchen und Pseudonephrostomalkanälchen.

Gymnophionen: Die Vorniere wird in der Anlage auf 11 Segmente (4.—15. Ursegment) reduziert, in der Ausbildung noch um zwei, eventuell 4 weitere (Hypogeophis) verkürzt. Im Vornierensegment kommen zur Ausbildung: Hauptkanälchen, inneres Vornierenkämmerchen, Nephrostomalkanälchen (sekundäres), Nebenkanälchen; es fehlen: äußerer Glomerulus, äußere Vornierenkammer und Pseudonephrostomalkanälchen.

Reptilien: Die Vorniere wird in der Anlage stark reduziert

(Lacertilier 5.—12. Rumpfsegment, Chelonier 4.—10. Rumpfsegment), erleidet aber in der Ausbildung keine Reduktion. Im Vornierensegment gelangen zur Ausbildung: Hauptkanälchen, inneres Vornierenkämmerchen und äußerer Glomerulus: es fehlen: Nephrostomalkanälchen (?), äußere Vornierenkammer (?) und Pseudonephrostomalkanälchen.

Vögel: Die Vorniere wird in der Anlage reduziert (4.—15. Ursegment), in der Ausbildung ebenfalls. Im Vornierensegment kommt zur Entwickelung: Hauptkanälchen, Ergänzungskanälchen, äußerer Glomerulus; es fehlt die Differenzierung des Ergänzungskanälchens, die äußere Vornierenkammer und das Pseudonephrostomalkanälchen.

Säugetiere: Die Vorniere wird sowohl in der Anlage als in der Ausbildung stark reduziert. Das Vornierensegment entwickelt: Hauptkanälchen, vielleicht auch Ergänzungskanälchen, äußeren Glomerulus; es fehlt vielleicht das Ergänzungskanälchen, vielleicht nur die Ausbildung des Ergänzungskanälchens, die äußere Vornierenkammer und das Pseudonephrostomalkanälchen.

2. Uebersicht.

Vorkommen der einzelnen Teile des Vornierensegmentes bei den Vertebraten.

Das Hauptkanälchen kommt vor: bei sämtlichen Vertebraten. Es geht eine Weiterentwickelung (Schlängelung, Ausgestaltung des Epithels u. s. w.) ein: bei Myxinoiden (eventuell im kaudalen Abschnitt), Teleostiern, Ganoiden, Petromyzonten, Dipnoern, Batrachiern und Gymnophionen; es wird nicht weiter entwickelt bei den Selachiern und den Amnioten.

Das Ergänzungskanälchen bilden: die Myxinoiden (eventuell im kaudalen Abschnitt), Ganoiden, Teleostier (mit der oben angegebenen Reservation), Selachier, Petromyzonten, Gymnophionen, Reptilien, Vögel und Säuger (?). Das Ergänzungskanälchen gestalten weiter aus (Entwickelung eines inneren Vornierenkämmerchens oder einer inneren Vornierenkammer): Myxinoiden (eventuell im kaudalen Abschnitt), Ganoiden, Teleostier (mit der oben angegebenen Reservation), Gymnophionen. Das Ergänzungskanälchen bilden zurück: Selachier, Petromyzonten. Keine Ergänzungskanälchen bilden: die Dipnoer, Batrachier und Säuger (?).

Das primäre Neprostomalkanälchen bilden zurück: Myxinoiden (eventuell im kaudalen Abschnitt), Ganoiden, Teleostier und Gymnophionen.

Ein sekundäres Nephrostomalkanälchen bilden neu: Ganoiden und Gymnophionen.

Das Nephrostom (d. h. die Mündung des ehemaligen Ursegmentstieles in das Cölom der Seitenplatte) bleibt nur erhalten im 1. Segment der Ganoidenvorniere, eventuell in dem kranialen Abschnitt der Myxinoidenvorniere, sonst wird es überall zurückgebildet: ein sekundäres Nephrostom (d. h. ein erneuter Durchbruch des Ursegmentstieles oder seiner Abkömmlinge) wird von Ganoiden (übrigen Segmente) und Gymnophionen erworben.

Der Kammertrichter des Hauptkanälchens (d. h. die Mündung desselben in den Ursegmentstiel oder seine Abkömmlinge) bleibt erhalten bei Selachiern, Petromyzonten, Dipnoern und Batrachiern.

Innere Glomeruli oder ein inneres Glomus entwickeln: Myxinoiden (eventuell im kaudalen Abschnitt), Ganoiden, Teleostier und Gymnophionen; äußere Glomeruli oder ein äußeres Glomus entwickeln: Myxinoiden (eventuell im kranialen Nierenabschnitt), Ganoiden, Teleostier, Petromyzonten, Dipnoer, Batrachier, Reptilien, Vögel und Säuger.

Einen dorsalen Abschnitt (äußere Vornierenkammer) kammern von der allgemeinen Leibeshöhle ab: Myxinoiden, Ganoiden, Petromyzonten, Dipnoer (zum Teil), Batrachier, Reptilien (?).

Keine Glomeruli bilden die Selachier.

Das Pseudonephrostomalkanälchen bilden nur die Ganoiden.

Innerer und äußerer Glomerulus kommen gleichzeitig nebeneinander vor bei den Ganoiden und Teleostiern, eventuell Myxinoiden.

Beide Vornierenkammern, innere und äußere, kommen nebeneinander vor bei den Ganoiden, eventuell Mxyinoiden.

Die Vorniere kommt zur Funktion oder könnte funktionieren bei: Myxinoiden, Ganoiden, Teleostiern, Petromyzonten, Dipnoern, Batrachiern und Gymnophionen.

Die Vorniere kann nicht funktionieren bei: Selachiern und Amnioten.

Ableitung der primären Harnleiter.

Wie wir in der speciellen Darstellung festgestellt haben, entsteht der primäre Harnleiter in verschiedener Art und Weise. Erstens, er kann in seiner ganzen Länge aus dem Mesoderm hervorgehen, das ist der Fall bei den Myxinoiden (p. 111), wahrscheinlich bei den Petromyzonten (p. 160), bei den Teleostiern (p. 124), wahrscheinlich bei den Ganoiden (p. 136), bei den Batrachiern (p. 174) und endlich wahrscheinlich bei den Dipnoern (p. 166). Zweitens, er kann im Bereiche der stark reduzierten speciellen Vornierendrüsenanlage durch die Verbindung der aufeinander folgenden Vornierenkanälchen entstehen, indem das vorausgehende Vornierenkanälchen kaudalwärts wächst und an seinem Ende mit dem ihm folgenden verschmilzt, kaudal der Vorniere entsteht er dann durch selbständiges schwanzwärts gerichtetes Auswachsen des letzten Vornierenkanälchens ohne irgendwelche Beteiligung benachbarter Keimblätter; dies ist der Fall bei Selachiern (p. 150), bei Gymnophionen (p. 181), bei Reptilien (p. 191) und endlich bei Vögeln (p. 195). Drittens, er kann sich in seinem kranialen Abschnitt wie bei der Gruppe 1 oder 2 entwickeln, in seinem kaudalen Abschnitt wächst er zunächst frei aus, tritt dann mit dem Ektoderm in Verbindung und schnürt sich fortan von diesem Keimblatt unter Bildung einer leistenförmigen Verdickung desselben ab: das ist der Fall bei Säugern (p. 199).

Leiten wir die Vorniere von einem Zustand ab, in welchem sie aus einzelnen voneinander unabhängigen Kanälchen bestand, so ist der sie verbindende Längskanal, mag er entstehen, wie er will, eine Neuerwerbung. Wir haben also zu erklären sowohl den Sammelgang der Gruppe 1, 2 und 3, als auch den sich auswachsenden resp. vom Ektoderm sich abschnürenden Endabschnitt des primären Harnleiters.

Die erste Hypothese über die Entstehung des Sammelganges stammt von Balfour (1877), welcher, ausgehend von seinen Untersuchungen an Selachiern, an-

nahm, daß das vorderste Vornierenkanälchen (BALFOUR selbst spricht von Urnierenkanälchen, da er eine Vorniere der Selachier nicht kennt) schwanzwärts sich verlängert und so die Möglichkeit bekommt, alle folgenden Kanäle aufzunehmen und ihre Produkte weiterzuführen. Mit der Entdeckung der ektodermalen Entstehung des primären Harnleiters der Säuger durch HENSEN (1866, 1867, 1875), Graf SPEE (1884, 1886) und FLEMMING (1886) tritt der durch nichts gerechtfertigte Versuch auf, das ganze Vornierensystem von dem äußeren Keimblatte abzuleiten. Graf SPEE und FLEMMING ließen sich dabei offenbar durch die HIS'sche Theorie leiten, daß nur die beiden Grenzblätter der Keimscheibe echte Epithelien liefern könnten. Diese weit über das Ziel hinausschießende Theorie wurde von VAN WIJHE (1886) und BONNET (1887) bekämpft und auf ihr richtiges Maß zurückgeführt, aber doch auch durch ersteren dadurch gestützt, daß er bei einer Anamniergruppe (Selachier) die Entstehung des Harnleiters aus dem Ektoderm nachzuweisen versuchte. VAN WIJHE stellt folgende Theorie auf: Die Vorniere selbst (was wir heute specielle Vornierendrüsenanlage nennen) ist mesodermalen Ursprungs, das am weitesten kaudal gelegene Vornierenkanälchen verbindet sich mit dem Ektoderm und mündet bei einem hypothetischen Vorfahren an dieser Stelle wahrscheinlich nach außen; indem sich diese Hauptmündung durch allmähliches Abschnüren des Ausführungsganges vom Ektoderm, wobei aber immer die ektodermale Ausmündung erhalten bleibt, nach hinten verschob, entsteht der primäre Harnleiter. Mit dieser Theorie wird wohl der ektodermale Endabschnitt des primären Harnleiters erklärt, uns aber keine Vorstellung gegeben über die phylogenetische Entstehung des Sammelganges. Diese Ableitung versuchen einerseits E. MEYER (1887), andererseits HADDON (1887), BEARD (1887) und BOVERI (1892).

E. MEYER (1887) geht von den Verhältnissen bei Anneliden aus. Er hat bei zwei Terebelliden (Loimia medusa und Lanice conchilega) jederseits 2 Längskanäle (Nephridialkanäle) entdeckt, welche die vor und hinter dem Diaphragma gelegenen Segmentalorgane untereinander verbinden (Fig. 246): das Diaphragma ist das einzige in der Thoraxregion gelegene und erhalten gebliebene Dissepiment; durch dasselbe wird der Thoraxraum in einen vorderen und hinteren Abschnitt getrennt, welche beide aus mehreren, infolge des Verschwindens der Dissepimente nicht mehr getrennten Segmenten bestehen. Von den beiden Längskanälen gehört der eine dem vorderen, der andere dem hinteren Thorax an. Der vordere Längskanal verbindet 3, der hintere bei Loimia 3, bei Lanice 4 Segmentalorgane untereinander: die Segmentalorgane sind wahrscheinlich Nephromixien, da Genitalkanälchen nicht existieren und Eier sowie Spermatozoen durch die Segmentalorgane ihren Austritt nehmen. Die Nephridialkanäle liegen so zu den Segmentalorganen, daß sie zwischen Nephridialschlauch und Ausführungsgang eingeschaltet sind; die Nephridialschläuche (Fig. 246) sind hufeisenförmig gebogen und bilden einen inneren und äußeren Schenkel; der innere schließt an das Cölomostom an, der äußere mündet in den Nephridialgang, aus dem Nephridialgang führen dann die Ausführungsgänge zu den Nephridioporen. Am vorderen Nephridialkanal sind die Ausführungsgänge des zweiten und dritten Segmentalorganes nicht vorhanden, das Exkret aller 3 Segmentalorgane wird durch den Ausführungsgang des ersten Segmentalorganes nach außen entleert. Der Nephridialkanal der hinteren Thoraxregion ist bedeutend länger, wenn er auch bei Loimia nur 3, bei Lanice 4 Segmentalorgane verbindet, so erstreckt er sich bei Loimia bis zum 8., bei Lanice bis zum 16. Segment; ich habe in Fig. 247 den Nephridialkanal von Lanice in seiner ganzen Länge schematisch nach den Figuren E. MEYER's eingetragen. Die Entstehung der Nephridialkanäle ist unbekannt, wir haben aber die Möglichkeit, uns vergleichend-anatomisch einen solchen Entwickelungsgang zu konstruieren. E. MEYER (1887) beschreibt bei Pista cretacea gewissermaßen ein Bindeglied zwischen den unvereinigten Segmentalorganen und den Nephridial-

Fig. 246. Fig. 247.

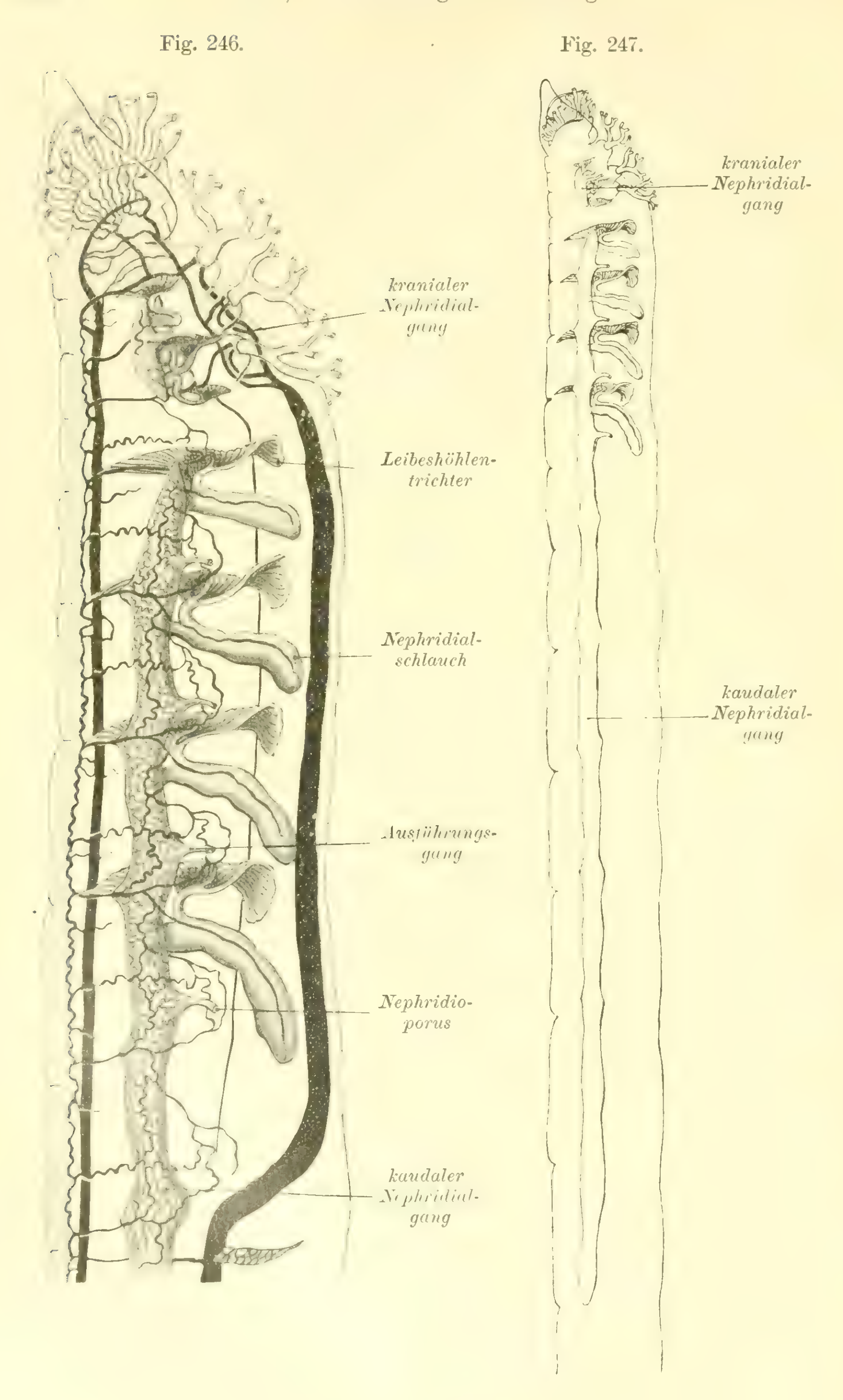


Fig. 246. Die Segmentalorgane der Thorakalsegmente von Lanice conchilega. Nach E. Meyer (1887). — Die Segmentalorgane der Thorakalsegmente sind in zwei Gruppen angeordnet, eine vor, eine hinter dem Zwerchfelldissepiment; letzteres ist in der Figur nicht dargestellt. Beide Gruppen werden durch Längskanäle (Nephridialgänge) zu je einer Gruppe vereinigt. Der vordere Nephridialgang ist kurz, der hintere außergewöhnlich lang. Von den Segmentalorganen der vorderen Gruppe ist nur das erste vollständig, dem zweiten und dritten fehlt der Ausführungsgang, so daß sie durch den Nephridialgang und den Ausführungsgang des ersten Segmentalorganes nach außen münden. Die Segmentalorgane der hinteren Gruppe sind vollständig.

Fig. 247. Die Nephridialgänge von Lanice conchilega. Der vordere steht mit 3, der hintere mit 4 Segmentalorganen in Verbindung. Nach E. Meyer (1887).

gängen: bei diesem Terebellid verengen sich die Nephridialschläuche der hinteren Segmentalorgane nicht bei dem Uebergang in den Ausführungsgang, wie das sonst der Fall ist, sondern erweitern sich zu einer Art von Sammelbehälter. Die Sammelbehälter der einzelnen Segmentalorgane können sich derartig erweitern, daß aufeinander folgende Behälter mit ihren Wänden zusammenstoßen. Nimmt man an, daß die zusammenstoßenden Wände der Behälter resorbiert werden, so erhält man den Nephridialkanal. Da Pista cretacea 10 solche Sammelbehälter im hinteren Thoraxabschnitt bildet und da die Zahl der durch die Nephridialkanäle vereinigten Segmentalorgane, sowie die Ausdehnung des Nephridialkanales selbst variieren, nimmt E. Meyer an, daß der Nephridialgang des hinteren Thoraxabschnittes von Lanice durch cirkumskripte Erweiterung und Vereinigung einer Summe von Segmentalorganen entstanden ist, von denen nur die vorderen 3 oder 4 erhalten blieben. Wer die Fig. 247 mit Verhältnissen bei Vornieren der Wirbeltiere vergleicht, der wird überrascht sein von der Aehnlichkeit zwischen einem solchen Nephridialkanal und dem primären Harnleiter. Wir müßten allerdings eine Reihe von weiteren Annahmen machen, um den E. Meyer'schen Ableitungsversuch des primären Harnleiters von einem Nephridialkanal zu ermöglichen: wir müßten annehmen, daß die Ausführungsgänge sämtlicher Segmentalorgane zurückgebildet würden. Das ist eine erlaubte Annahme, denn diese Rückbildung ist wahrscheinlich bei den Ausführungsgängen des 2. und 3. Segmentes eingetreten, und zweitens müßten wir annehmen, daß der Nephridialkanal eine neue Oeffnung in den Enddarm erworben hat.

Diese Ableitung hat vieles für sich und wäre eventuell mit der Ableitung, welche wir später auf ganz anderem Weg versuchen wollen, in Uebereinstimmung zu bringen. Sie steht aber deswegen noch auf ganz unsicheren Füßen, weil wir die Entwickelung weder der Segmentalorgane noch des Nephridialkanals bei Loimia und Lanice kennen. Die Sammelbehälter von Pista cretacea können sehr wahrscheinlich von den Ausführungsgängen, d. h. dann sicher aus dem Ektoderm gebildet werden. Ich möchte hier noch auf eine andere Vergleichsmöglichkeit hinweisen, ohne damit eine Hypothese auszusprechen. Die Anlage der Nephridialkanäle durch Zusammenfluß umschriebener Erweiterung von Exkretionskanälchen würde in Uebereinstimmung sein mit der Bildung der inneren Vornierenkammer aus inneren Vornierenkämmerchen, wie wir sie bei Myxinoiden und Gymnophionen dargestellt haben. Auch die Gefäßversorgung beider (Fig. 246) würde in Uebereinstimmung sein.

Der ganze Ableitungsversuch sowohl des primären Harnleiters, als der inneren Vornierenkammer von den Nephridialkanälen dieser

Terebelliden, gewinnt erst dann eine feste Basis, wenn wir die Entwickelung der Nephridialkanäle kennen.

Von den Verhältnissen bei Wirbeltieren gehen Haddon (1887), Beard (1887) und Boveri (1892) aus. Haddon und Beard nehmen an, daß sich die Harnkanälchen der Wirbeltiere (die Untersuchungen Boveri's über die Harnkanälchen des Amphioxus waren noch nicht ausgeführt) ursprünglich in einer Längsfurche der Haut nach außen öffneten. Die Längsfurche, welche kaudalwärts bis zur Kloake reichen sollte, hätte sich dann abgeschnürt und den Harnleiter geliefert. Boveri (1892) geht noch einen Schritt weiter. Auch er nimmt an, daß der Harnleiter durch Abschnürung einer Rinne der äußeren Haut gebildet wurde, er sieht aber diese Rinne bereits im Amphioxus vorhanden und zwar in dem Peribranchialraum, welcher als eine Rinnenbildung des Ektoderms angelegt wird (s. Fig. 48, p. 99). Der Peribranchialraum wird zwar als eine unpaare ventral gelegene Rinne angelegt und wächst erst später in den Körper nach rechts und links ein- und dorsalwärts, während die Anlage des primären Harnleiters von Anbeginn paarig ist; doch entspricht diese ontogenetische Entwickelung des Peribranchialraumes wohl kaum seiner phylogenetischen, die wir uns wohl nicht anders vorstellen können, als daß zwei paarige Opercularfalten dorsal von den Kiemen entstehen, die Kiemen überdeckend ventralwärts herabwachsen und miteinander in der ventralen Mittellinie verschmelzen; die ontogenetisch unpaare Anlage des Peribranchialraumes würde also einer Homologie mit dem paarigen Harnleiter nicht im Wege stehen. So folgerichtig und klar die Boveri'sche Hypothese erscheint, so können wir uns auf Grund unserer heutigen Kenntnisse unmöglich ihr anschließen. Soweit wir namentlich bei Anamniern die Verhältnisse kennen — und das wird bereits von Field (1891) hervorgehoben — entsteht der primäre Harnleiter aus dem Mesoderm oder wächst bei einigen frei aus, nie aber schnürt er sich aus dem Ektoderm rinnenförmig ab; dasselbe gilt für Reptilien und Vögel, erst bei den höchstgestellten Säugetieren tritt eine Verschmelzung mit dem Ektoderm auf, sie kann natürlich nicht zu einer Ableitung von den Verhältnissen bei Amphioxus verwendet werden. Nun ist diese ontogenetische Entwickelung, mag sie innerhalb des Wirbeltierstammes noch so übereinstimmend sein, niemals ein Beweis gegen die phylogenetische Ableitung des primären Harnleiters aus dem Ektoderm. Wir haben aber oben klarzulegen gesucht, daß die Harnkanälchen des Amphioxus nicht den Vornierenkanälchen der Kranioten homolog sein können, weil sie den Protonephridien oder Nephridien der Anneliden entsprechen, während wir die letzteren von den Genitalkanälchen der Anneliden ableiteten; sind die queren Kanälchen einander nicht homolog, so sind es selbstverständlich auch nicht die beiden Längsrinnen, in welche sie einmünden, Peribranchialraum und primärer Harnleiter.

Die Theorieen von Goodrich (1895) und Lang (1903) versuchen deshalb ganz folgerichtig die Ableitung des Sammelganges nicht von einem Längskanal, welcher die Nephridien der Anneliden untereinander verbindet, wie das thatsächlich bei Lanice conchilega und Lomia medusa der Fall ist, sondern von einem Längskanal, welcher die einzelnen Genitalkanälchen aufnimmt und ihre Produkte zu einer einzigen Oeffnung leitet; für diesen Längskanal möchte ich die Bezeichnung Gonodukt verwenden. Ich bemerke dabei ausdrücklich, um Ver-

wechslungen auszuschließen, daß sowohl LANG als GOODRICH diesen Namen auch für die Genitalkanälchen gebrauchen. Wichtig ist weiter, daß solche Gonodukte nicht vereinzelt existieren, wie die Nephridialkanäle von Lanice und Loimia, sondern daß sie regelmäßig bei männlichen Oligochäten und Hirudineen vorkommen, sie fehlen allerdings bei den Polychäten. Zwischen den Gonodukten der genannten Anneliden und dem Sammelgang der Kraniotenvorniere besteht nun in der Entwickelung eine bis in das einzelne gehende Uebereinstimmung. Bei den Oligochäten und Hirudineen stellen die Ausführungsgänge der männlichen Gonaden, die Genitalkanälchen, blinde Ausstülpungen des Cölomes dar, dasselbe gilt für die Anlage sämtlicher Vornierenkanälchen der Kranioten; bei den genannten Anneliden wachsen die Genitalkanälchen aufeinander zu, verschmelzen miteinander und bilden den Gonodukt. Den gleichen Prozeß haben wir bei der Bildung des Sammelganges aus den Vornierenkanälchen festgestellt. Ein tiefgreifender Unterschied besteht allerdings zwischen Gonodukt und Sammelgang in der Ausmündungsweise und in der Verlaufsrichtung. Der Gonodukt der Anneliden mündet nach außen auf die Haut und verläuft meist kopfwärts, der Sammelgang der Kranioten mündet in die Kloake, verläuft also schwanzwärts. Dieses scheinbare Hindernis für einen Homologisierungsversuch beseitigt LANG (1903) auf das glücklichste, indem er das leitende physiologische Prinzip für die Anlage des Gonoduktes und damit auch des Sammelganges aufdeckt. Gonodukte treten nicht bloß bei Anneliden, sondern auch bei Plathelminthen auf; unter den letzteren sind sie vorhanden bei den Platoden und fehlen bei den Nemertinen. Ueberall aber, wo Gonodukte auftreten, ist ein Kopulationsapparat vorhanden, und überall, wo die ersteren fehlen, fehlt auch der Kopulationsapparat. Wir sehen also (LANG 1903, p. 163) „auf der einen Seite bei den Formen ohne Kopulationsapparat (Nemertinen und Polychäten) die Tendenz der Genitalkanälchen, der Geschlechtsprodukte möglichst direkt und ohne Umwege nach außen zu leiten“. „Von den zahlreichen streng oder weniger streng metamer angeordneten Gonocölsäcken (Cölomsäcken) bildet jeder sein eigenes Genitalkanälchen, das auf dem kürzesten Wege zur Haut geht, um sich durch eine eigene Mündung nach außen zu öffnen.“ „Auf der anderen Seite bei den Formen mit Kopulationsapparaten (Platoden, Hirudineen, Oligochäten) die Tendenz der Genitalkanälchen der einzelnen Gonaden, sich miteinander zu vereinigen, Längskanäle zu bilden, die schließlich in den Kopulationsapparaten ausmünden.“ „Diese Erscheinung hängt natürlich damit zusammen, daß die Ausbildung zahlreicher Kopulationsapparate sowohl unpraktisch als im höchsten Grade unökonomisch wäre.“ Der Gonodukt, resp. der Sammelgang strebt also dem Kopulationsapparat zu; derselbe befindet sich bei den genannten Plathelminthen und Anneliden an verschiedenen Stellen der äußeren Haut, gewöhnlich in der vorderen Körperhälfte, bei den Vertebraten in der Kloake; der verschiedene Ort des Kopulationsapparates bedingt also die verschiedene Richtung und die verschiedene Ausmündung.

Wir kommen damit zu dem Schluß, daß der Sammelgang keine Neuerwerbung innerhalb der Kraniotenreihe darstellt, sondern eine Neuerwerbung, die bereits bei den annelidenförmigen Vorfahren derselben vorhanden war. Er hat die Aufgabe, die Produkte der Genitalkanälchen resp. der Vornieren-

kanälchen zu sammeln und der Kloake zuzuführen. Sind, wie bei den meisten Anamniern, die Vornierenkanälchen über den ganzen Rumpf bis zur Kloake erhalten, dann wird eben das am weitesten kaudal gelegene Kanälchen die Verbindung mit der Kloake liefern und durch direkte Verbindung mit dem vorhergehenden und indirekte Verbindung mit allen übrigen schließlich die Produkte der betreffenden Leibeshöhlenabschnitte dem Kopulationsapparat, d. h. der Kloake zuführen. Nimmt dann bei Selachiern, Gymnophionen und den Amnioten die Zahl der Genitalkanälchen resp. Vornierenkanälchen ab, so bleibt doch der Zwang bestehen, die Produkte derselben der Kloake zuzuführen, damit kommen wir aber von selbst zu der Annahme, daß das letzte Vornierenkanälchen auswachsen muß.

Die Ausbildung eines freien oder ektodermalen Endabschnittes des primären Harnleiters geht also Hand in Hand mit der Verkürzung der Vorniere (Abnahme der Genital- resp. Vornierenkanälchen) und stellt infolgedessen gegenüber der Bildung des Sammelganges eine innerhalb des Wirbeltierstammes neu erworbene, cänogenetische Bildung dar. Wir können diese Abnahme der Vornierenlänge und die successive Verlängerung des primären Harnleiters bei Selachiern, Gymnophionen und Amnioten in etwas nachweisen. Bei allen macht sich die Absicht, den ganzen Entwickelungsprozeß zu verkürzen, dadurch geltend, daß nicht mehr alle zur Anlage und Ausbildung kommenden Vornierenkanälchen sich an der Bildung des Sammelganges beteiligen. Schon bei den Selachiern zeigen die mittleren Vornierenkanälchen die Neigung, stärker zu wachsen, als ihre kranialen und kaudalen Nachbarn; doch können hier noch sämtliche Vornierenkanälchen an der Bildung des Sammelganges Anteil erhalten; bei den Vögeln werden die am weitesten kaudal gelegenen Vornierenkanälchen von der Beteiligung an der Ausbildung des Sammelganges ausgeschlossen; bei den Gymnophionen ist die Reduktion am stärksten und deutlichsten ausgeprägt, indem hier der Sammelgang durch Verschmelzung aus den 3 vordersten Vornierenkanälchen entsteht, von da aus aber unabhängig nach hinten wächst und erst sekundär mit den 7 übrigen Vornierenkanälchen in Verbindung tritt.

Was wir über den freien Endabschnitt des primären Harnleiters eben festgestellt haben, gilt selbstverständlich in noch viel höherem Grade von dem ektodermalen Endabschnitt desselben. Auch er stellt auf jeden Fall eine cänogenetische Bildung dar; was er zu bedeuten hat, ist zur Stunde nicht ausfindig zu machen. Die Verbindung des Sammelganges mit dem Ektoderm als die Rekapitulation eines früher bestandenen Zustandes aufzufassen, bei dem der Kopulationsapparat und damit auch die Mündung des Gonoduktes resp. Sammelganges weiter kranialwärts lagen, geht wohl unter keinen Umständen an. Eine solche Rekapitulation müßte sich weit früher, nicht erst bei den höchststehenden Vertebraten zeigen.

Mit dieser durch Goodrich (1895) und Lang (1903) begründeten Auffassung der Entstehung des Sammelganges nähern wir uns zum Teil, wenn auch aus ganz anderen Gründen der Balfour'schen Auffassung, daß der frei auswachsende Harnleiter nichts anderes ist als ein ad maximum verlängertes Vornierenkanälchen, welches die nachfolgenden aufnimmt.

Die Ableitung der Vornierenkanälchen der Kranioten von den Genitalkanälchen und die Ableitung des Sammelganges von dem

Gonodukt der Anneliden ergänzen sich und stützen sich gegenseitig. Daß die Ableitung der Vornierenkanälchen von den Genitalkanälchen zwanglos auch die Ableitung des Sammelganges ermöglicht, halte ich für eine wichtige Stütze der ganzen Theorie, sie wird damit zu einem Ganzen, das mit den einzelnen Teilen steht oder fällt.

Ableitung des filtratorischen Apparates der Vorniere.

Der filtratorische Apparat der Vorniere wird im ausgebildeten Zustand dargestellt durch zwei voneinander verschiedene Bildungen, einmal von der äußeren Vornierenkammer plus äußerem Glomerulus und zweitens von der Summe der inneren Vornierenkämmerchen plus inneren Glomerulis. Wir können beide Bildungen aus einem Zustand ableiten,

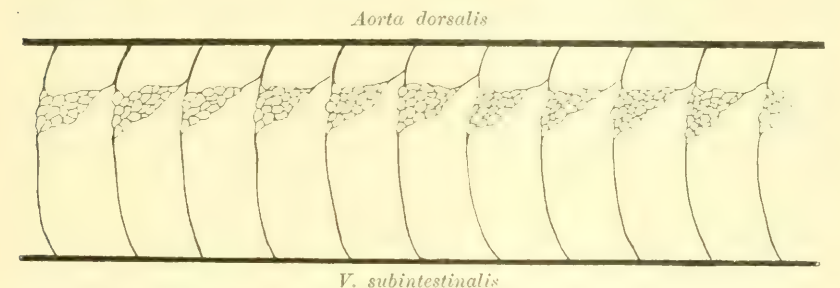


Fig. 248. Schema eines Teiles des Kiemen-Nierensystems des Amphioxus.

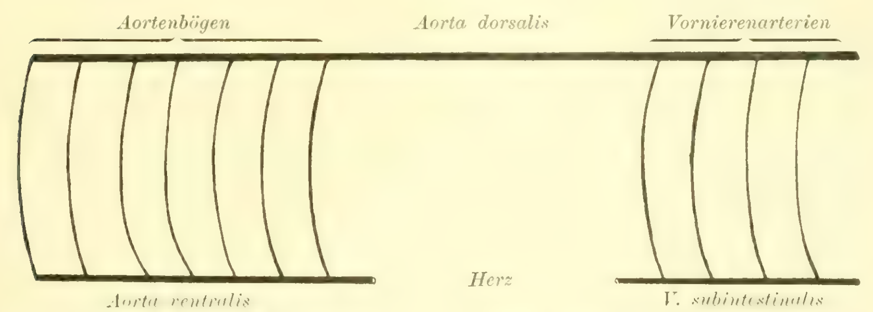


Fig. 249. Schema der Kiemen- und Vornierengefäße eines Selachiers.

wie er noch heute vom Amphioxus repräsentiert wird, ich meine die sog. Glomeruli desselben. Die Glomeruli des Amphioxus sind von den Harnkanälchen unabhängige Gebilde, sie sind sowohl den Genitalkanälchen wie den Harnkanälchen benachbart, wir dürfen sie also, trotzdem wir die Harnkanälchen des Amphioxus und die Vornierenkanälchen der Kranioten als nicht homolog erklärt haben, zum Vergleiche heranziehen. Sie stellen Wundernetze dar, eingeschaltet in den Verlauf der Kiemenarterien. Die Verhältnisse sind insofern nicht ganz primitiv, als die Glomeruli nicht nur mit den Gefäßen der beiden entsprechenden Kiemenbogen, sondern auch mit der Kiemennierenvene des nächstfolgenden primären Bogens in Verbindung stehen. Gehen wir in der Fig. 53a (p. 106) von dem mittleren Glomerulus aus: seine arterielle Zufuhr wird gebildet von dem Cölomgefäß des primären und dem äußeren Achsengefäß des sekundären Bogens, beides sind Gefäße.

welche zu der Kieme des betreffenden Harnkanälchens gehören, sein venöser Abfluß dagegen wird eingeleitet in die Kiemennierenvene des sekundären Bogens der zugehörigen und der primären Kiemennierenvene der nächstfolgenden Kieme; wir haben also durch sämtliche Glomeruli eine Verbindung, und zwar eine Längsverbindung zwischen den quer verlaufenden Kiemengefäßen aller Kiemen hergestellt. Ich habe in Fig. 248 ein Schema für die etwas schwer zu entwirrenden Verhältnisse entworfen und bin bei dem Entwurf desselben so vorgegangen, daß ich sämtliche 5 Kiemengefäße einer Kieme, die 3 des primären und die 2 des sekundären Bogens, als ein Gefäß gezeichnet habe; dadurch wird eine ganz wesentliche Vereinfachung erzielt. Als unteres Längsgefäß erscheint die V. subintestinalis, als oberes die dorsale Aorta. Jedes Kiemengefäß verzweigt sich und bildet ein Wundernetz, welches von dreieckiger Gestalt ist und an den beiden dorsalen Zipfeln sowohl mit dem Gefäß der gleichen als dem der folgenden Kieme in Verbindung steht. Wir sehen nun in der That aus diesem Schema, daß die Summe der Glomeruli eine Art von Längsgefäß erzeugt, welches unterhalb der dorsalen Aorta schwanzwärts verläuft und die einzelnen queren Kiemengefäße untereinander verbindet. Die Glomeruli dienen, da sie in die Kiemengefäße eingesetzt sind, wohl noch beiden Zwecken, dem Gasaustausch und der Exkretion. BOVERI (1892) bringt diese doppelte Funktion in dem Namen Kiemennierenvene zum Ausdruck.

Von den Verhältnissen von Amphioxus kommen wir zum Verteilungstypus der Kiemengefäße bei den Selachiern. Fig. 249 zeigt die V. subintestinalis durch die nicht eingetragene Herzanlage in einen vorderen Abschnitt, die ventrale Aorta (Truncus arteriosus), und einen hinteren Abschnitt, die sekundäre V. subintestinalis zerlegt. Die ventrale Aorta steht mit der dorsalen durch die Aortenbogen (Kiemengefäße) in Verbindung; auch die V. subintestinalis steht mit der dorsalen Aorta durch quere Arterien, die PAUL MAYER'schen Darmgefäße (Fig. 252 B p. 412) in Verbindung. Schon BOVERI (1892) hat nicht gezögert, diese Darmgefäße als Homologa einer entsprechenden Zahl von Kiemengefäßen des Amphioxus anzusprechen, und ich wüßte nicht, wie man sie anders deuten könnte. Diese Quergefäße stehen aber, wie wir p. 154 festgestellt haben, in Beziehung zu den Vornierenkanälchen, sie kommen immer nur in den Vornierensegmenten vor, variieren mit den Vornierenkanälchen und sind in ihrem Umfang von der größeren oder geringeren Entwickelung derselben abhängig. Da die Vorniere der Selachier ein ganz reduziertes Organ darstellt, kommt es zu keiner Entwickelung von Glomerulis.

Wir gehen weiter zu den Gefäßverhältnissen der Ganoiden über. Die ventrale Aorta steht mit der dorsalen wieder durch die Aortenbogen in Verbindung, dagegen sind an der V. subintestinalis bis jetzt keine Gefäße nachgewiesen, welche als Homologa von Kiemenarterien hingestellt werden könnten. Die Ganoiden bilden dafür in anderer Weise ein für uns wertvolles Material. Zwischen den einzelnen Aortenbogen findet sich jederseits ein längsverlaufendes Gefäß, welches diese queren Gefäße untereinander verbindet, dieses Gefäß — ich will es als Kiemenlängsgefäß bezeichnen — überschreitet aber die Kiemenregion und läßt sich kaudalwärts bis in den sog. Glomerularabschnitt der A. mesenterica verfolgen (s. Fig. 73, 74 u. 75, p. 129 u. 130; die Verhältnisse bei Ganoiden sind ungefähr die gleichen). Dieser Glome-

rularabschnitt der A. mesenterica wird von den inneren Vornierenkämmerchen umhüllt, an seinem vorderen und seinem hinteren Pol steht er durch ein Quergefäß mit der dorsalen Aorta in Verbindung, primäre und sekundäre Wurzel der A. mesenterica. Haben wir in den PAUL MAYER'schen Darmgefäßen die Homologa von Kiemengefäßen vor uns, denen nur die Glomerularabschnitte fehlen, so repräsentiert uns das Kiemenlängsgefäß in seinem vorderen Abschnitt eine ganze Summe von reduzierten Glomerulis, wie sie bei dem Amphioxus die Kiemenarterien verbinden, in seinem hinteren Abschnitt ein großes Wundernetz, dem nur die Kiemengefäße fehlen; der Grund für Rückbildung

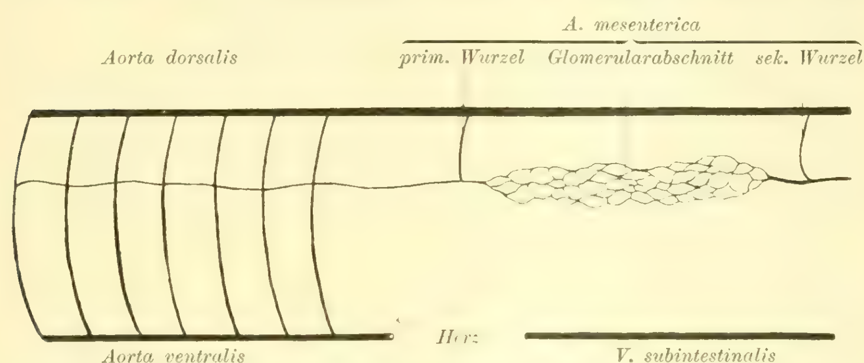


Fig. 250. Schema der Kiemen- und Vornierengefäße einer Amia calva.

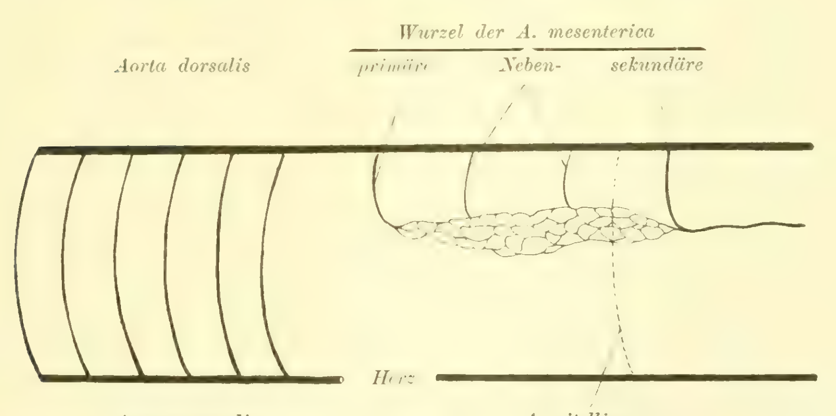


Fig. 251. Schema der Kiemen- und Vornierengefäße einer Forelle.

und Erhaltung kann nur in der Lagerung der Vornierenkanälchen gefunden werden; wo Vornierenkanälchen erhalten geblieben sind, ist ein Glomerularabschnitt entwickelt, wo Vornierenkanälchen verloren gegangen sind, ist nur noch ein einfaches Gefäß erhalten geblieben. Reste von Kiemenquergefäßen könnte man in den beiden Wurzeln der A. mesenterica sehen.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen die Teleostier, hier haben wir in der Kiemenregion nichts Besonderes mehr, dagegen ist bei diesen wieder der Glomerularabschnitt der A. mesenterica erhalten geblieben, er ist aber nur noch in seinem kranialen Abschnitt paarig, in seinem

kaudalen ist er unpaar geworden (Fig. 73b, p. 129). Während aber bei den Ganoiden nur primäre und sekundäre Wurzel der A. mesenterica entwickelt sind, steht bei den Teleostiern der Glomerularabschnitt der A. mesenterica noch durch eine Reihe von Nebenwurzeln (Fig. 75, p. 130) mit der dorsalen Aorta in Verbindung. Daß wir es in dem Glomerularabschnitt der A. mesenterica mit dem ehemaligen Kiemenlängsgefäß zu thun haben, geht wohl ohne weiteres aus dem Vergleich zwischen Ganoiden und Teleostiern hervor; ob wir in den Wurzeln der A. mesenterica Reste von Kiemenquergefäßen vor uns haben, ist möglich, aber nicht sicher zu beweisen. Daß diese Wurzeln ontogenetisch später auftreten als das Kiemenlängsgefäß, wäre kein Grund gegen einen solchen Homologisierungsversuch.

Wichtig für die Annahme von Kiemengefäßen ist der Nachweis eines Quergefäßes (Fig. 77, p. 132), welches, wie bei den Selachiern, von der dorsalen Aorta zum Dottersack verläuft und das vielleicht (s. p. 132) zu irgend einer Zeit mit dem Glomerularabschnitt der A. mesenterica in Zusammenhang stand; in dieser A. vitellina, wie ich sie oben genannt habe, hätten wir dann ein echtes Kiemengefäß vor uns.

Endlich ist nach FILATOW (1904) bei Amphibien ein eigenes Glomerulargefäß nachweisbar, das mit der Aorta durch einen queren Ast in Verbindung tritt.

Was ich in diesen 4 Schemata an Thatsachen zusammengestellt habe, berechtigt uns zur Hypothese, daß die Glomeruli des Exkretionssystems ursprünglich gar nicht in Dienste dieses Systems standen, sondern daß sie den Gasaustausch als ein Kapillarsystem der Kieme besorgten, also Atmungsorgane waren. Erst mit fortschreitender Rückbildung des ursprünglich über wenigstens die vordere Hälfte des Rumpfes ausgebreiteten Kiemenapparates gelangen sie in den Dienst ausschließlich des Exkretionssystems. Der Uebergang würde dann durch den Amphioxus repräsentiert. Die Glomeruli stellen also einen selbständigen, zweiten Bestandteil des Nierensystems dar, damit ist die in der Einleitung getroffene Zweiteilung des Exkretionssystems in einen exkretorischen und einen filtratorischen Teil gerechtfertigt.

Damit kommen wir zu einer Auffassung der A. mesenterica und mit ihr vielleicht der anderen Arterien des Mitteldarms als ehemalige Kiemenlängsgefäße, welche ontogenetisch sekundär mit der Aorta dorsalis in Verbindung getreten, phylogenetisch aber wahrscheinlich durch die Kiemengefäße immer mit ihr in Verbindung gewesen sind. Zahlreiche Varietäten in den Ursprungsverhältnissen der Darmarterien finden dann ihre Erklärung in der Erhaltung dieses, bald jenes Kiemenquergefäßes.

Diese Bildung arterieller Längsgefäße aus den Kiemenquergefäßen fände ihr Analogon in der Entwickelung der V. cardinalis des Amphioxus, welche gleichfalls als ein Längsgefäß durch Anastomosenbildung zwischen queren Gefäßen nach ZARNIK (1904) entsteht. Diese Quergefäße des Amphioxus sind so angeordnet, daß die einen zwischen Leibeshöhle und Darm, die anderen zwischen Leibeshöhle und Außenwand verlaufen, aus dem inneren System gehen Arterien, aus dem äußeren Venen hervor. Diese Anordnung der Amphioxusgefäße führt wieder zu den Anneliden hin, wo wir auch doppelte Quergefäße in gleicher Lage haben, ein inneres und ein äußeres Seitengefäß.

Diese Uebereinstimmung der Gefäßanordnung, welche noch durch

weitere Belege an anderen Gefäßen verstärkt werden könnte, bildet für uns ein willkommenes Zeichen, daß wir mit der Ableitung des Kraniotenvornierensystems von Kanälchen der Anneliden auf richtigem Wege sind.

Aus dem einfachen Wundernetz, welches den Vornierenkanälchen-Nephrostomen an der medialen Seite anliegt, kann durch besondere Entfaltung einzelner Kanälchenabschnitte ein wirklich glomerulusartiges Gebilde entstehen, dessen Form und Lage davon abhängig ist, wie diese Teile des Harnkanälchens sich gestalten; kommt es im Verlauf des Harnkanälchens zur Bildung eines besonderen Aufnahmeapparates, eines inneren Vornierenkämmerchens, so wird der ursprünglich retroperitoneal gelegene Glomerulus in dieser Lage fixiert und festgehalten (s. Fig. 44, p. 95); unterbleibt diese Bildung, so fehlt auch die Fixierung für den retroperitoneal gelegenen Glomerulus, und der Glomerulus kann in die Bauchhöhle einsinken und so sekundär zu einem intraperitoneal gelegenen, äußeren werden (s. Fig. 46, p. 96).

Die weitere Ausbildung des filtratorischen Apparates habe ich in der Uebersicht der Vornierenentwickelung besprochen.

31. Urniere.

Die theoretische Auffassung der Urniere gipfelt in der Beurteilung ihres Verhältnisses zur Vorniere. Die Frage nach der Beziehung zwischen beiden Harnorganen ist ebenso alt wie unsere Kenntnis von der Vorniere überhaupt, und die verschiedenen Antworten, die sie im Laufe der Zeit erhalten hat, geben eine Uebersicht über die allmählich wachsende Kenntnis über das Wesen beider. Wenn ich auch am Schluß dieses Kapitels zu einer bestimmten Theorie über die Entstehung der Urniere gelange, so ist dieselbe doch nicht so anerkannt, daß sie mich von der Verpflichtung enthöbe, ihr entgegengesetzte Theorieen anderer Autoren darzustellen.

Ich trenne die Masse der vorliegenden Arbeiten in zwei Gruppen und setze die Trennungslinie zwischen beiden auf das Jahr 1888, in welchem die RÜCKERT'sche Untersuchung endlich die erste richtige Darstellung der Vornierenentwickelung gab. Die Periode vor RÜCKERT's Arbeit ist charakterisiert durch die Unsicherheit des Thatsachenmaterials, eine Unsicherheit, welche sich selbstverständlich auch in den theoretischen Erörterungen wiederspiegeln mußte; die Periode nach RÜCKERT baut ihre Homologisierungsversuche auf gesichertem Material auf, da wenigstens die Vornierenentwickelung durch die ganze Vertebratenreihe übereinstimmend festgestellt wird; auch ist bereits das Material für eine richtige Beurteilung der Urniere vorhanden.

Periode vor RÜCKERT.

Die Vorniere ist zunächst nur bei den Anamniern bekannt. Sie wird von J. MÜLLER (1829) als ausgebildetes Organ bei Amphibien entdeckt und als ein von der bleibenden Niere (Urniere) dieser Tiere verschiedenes provisorisches Harnorgan aufgefaßt. Alle folgenden Forscher, BIDDER (1846), MARKUSSEN (1852), LEYDIG (1853), REICHERT (1856), M. SCHULTZE (1856), ROSENBERG (1862) bestätigen bei anderen Anamniern (Myxinoiden, Teleostiern, Petromyzonten) die Entdeckung J. MÜLLER's. BIDDER (1846) entdeckt den äußeren Glomerulus, ohne sich allerdings über seine Lage klar zu werden, und ROSENBERG (1862) beschreibt die Entwickelung der Teleostiervorniere. Die Teleostiervorniere ist aber ein so ungünstiges Objekt, daß trotz der Beobachtung des ganzen Entwickelungsganges kein neuer Gesichtspunkt gewonnen wird und daß als Charakteristikum der Vorniere nur ihre von der bleibenden Niere abgesonderte Lage und der Besitz eines äußeren Glomerulus gilt, doch wird auf diesen letzteren

Umstand noch wenig Gewicht gelegt. Die Entdeckung des provisorischen Harnorgans bei mehreren Klassen der Anamnier führt von selbst zu einem Vergleich des provisorischen Harnorgans der Anamnier mit dem provisorischen Harnorgan der Amnioten und damit zur Homologisierung der Vorniere der Anamnier mit der Urniere der Amnioten. J. Müller bezeichnet die Vorniere der Amphibien geradezu als Urniere. Nur Markussen und Leydig vertreten besondere Auffassungen. Markussen (1852) beharrt auf der alten Rathke'schen Auffassung, daß das homologe Organ der Amniotenurniere die bleibende Niere der Amphibien sei, und gründet seine Auffassung hauptsächlich auf die gemeinsame Beziehung zur Genitaldrüse; Leydig (1853) vergleicht die Vorniere der Amphibien nur dem vordersten Abschnitt, die Urniere der Amphibien aber dem übrigen Abschnitt der Amniotenurniere. Mit W. Müller's Arbeit (1875) wird die Charakteristik der Vorniere erweitert, und die einzelnen Charaktere werden in scharfen Gegensatz zu denen der Urniere gebracht. Er findet, daß die Kanälchen der Vorniere von Petromyzom in offener Verbindung mit der Leibeshöhle stehen, die Kanälchen der Urniere dagegen mit gegen die Leibeshöhle abgeschlossenen Bläschen, den Malpighi'schen Körperchen, beginnen. Da ferner bei Petromyzon die Vornierenkanälchen längst in Funktion sind, bevor es überhaupt zu einer Anlage von Urnierenkanälchen kommt, eine Beobachtung, die übrigens Rosenberg schon bei Teleostiern gemacht hatte, schließt er, daß bei Cyclostomen zwei in der Zeitfolge ihrer Entwickelung und in ihrer Beziehung zur Leibeshöhle verschiedene Organe vorliegen, von welchen das eine phylogenetisch und ontogenetisch älter ist als das andere, und braucht deshalb zum erstenmal die Bezeichnung „Vorniere", wobei das „vor" sich sowohl auf die Zeit als die Lage beziehen soll. Die durch W. Müller geschaffene Klarheit wird durch die fast gleichzeitig erscheinenden Arbeiten von Semper (1874, 1875), Balfour (1875, 1876, 1877, 1878), Schultz (1875), Spengel (1876) und F. Meyer (1875) wieder gestört. Sämtliche Autoren finden unabhängig voneinander, daß die Urnierenkanälchen der Selachier und der Amphibien gleichfalls offene Verbindung mit der Leibeshöhle besitzen, und beseitigen mit dieser Entdeckung das praktisch wertvollste Unterscheidungsmerkmal zwischen Vorniere und Urniere. Semper's Arbeit (1874, 1875) bringt dagegen insofern einen Fortschritt, indem sie wieder die Homologie zwischen der Urniere der Selachier und der Amniotenurniere herstellt. Er kann das um so eher ausführen, als er eine Vorniere der Selachier überhaupt nicht kennt. Die wichtigsten Uebereinstimmungen zwischen den beiden Urnieren sind ihm: daß beide, Harnkanälchen und Ausführungsgang, aus getrennter Anlage entwickeln, zweitens, daß die Hauptkanälchen beider aus segmentalen Anlagen entstehen, die ihrerseits durch Ausstülpung des Cölomepithels gebildet werden, und endlich, daß bei der weiteren Entwickelung beide in einen vorderen Teil, den Sexualteil, welcher mit der Geschlechtsdrüse die Verbindung eingeht, und einen hinteren, den eigentlichen Drüsenteil, zerfallen. Daß Semper nicht die ganze Selachierurniere der Amniotenurniere gleichsetzt, sondern einen hinteren Teil der ersteren der Nachniere der Amnioten homologisiert, darauf werde ich erst bei der Nachniere zu sprechen kommen. Da Semper die Urnierenkanälchen der Selachier von den Segmentalorganen der Anneliden abzuleiten versucht, kann er selbstverständlich für seine Hypothese ein ontogenetisch und phylogenetisch älteres Harnorgan als die Urniere nicht brauchen, er läßt deshalb die exkretorische Natur der Vorniere W. Müller's nicht gelten, denn nach dem jetzt bekannten Typus in der Entwickelung der Urniere wie der bleibenden Niere müsse daran festgehalten werden, daß als Niere bei den Wirbeltieren nur ein Organ zu bezeichnen sei, das aus der Verwachsung von isolierten Segmentalorganen mit einem früher vorhandenen Ausführungsgang entstehe. Der Glomerulus der Amphibienvorniere erinnere ihn in seiner Struktur durchaus an die Nebenniere der Selachier, Semper bezeichnet deswegen die sog. Vorniere der Amphibien als Müller'schen Knäuel. Die Urnierenkanälchen, welche noch Waldeyer (1870) durch Ausstülpung aus dem primären Harnleiter entstehen läßt, werden durch metamere Ausstülpungen des peritonealen Epithels und sekundäre Verwachsung mit dem primären Harnleiter gebildet. Goette (1875) läßt sich in seiner großen Arbeit über die Entwickelung der Unke nicht speciell über die Stellung der Vorniere zur Urniere aus. Er anerkennt im Gegensatz zu Semper die Vorniere als ein provisorisches Harnorgan der Amphibien, und da er sie als Urniere bezeichnet, kehrt er wieder zu dem Standpunkte J. Müller's zurück. Zwei wichtige Thatsachen verdanken wir seiner Untersuchung, einmal die Erkenntnis, daß der von Bidder (1846) entdeckte Glomerulus der Vorniere frei in der allgemeinen Leibeshöhle liegt, und zweitens die Angabe, daß dieser Leibeshöhlenabschnitt, in welchen er sich einstülpt, bei Amphibien vorübergehend und bei Teleostiern dauernd sich von der allgemeinen Leibeshöhle abschließt. Goette ist auch der erste, welcher diesen abgeschnürten Leibeshöhlenabschnitt als gleichwertig mit einem Malpighi'schen Körperchen der bleibenden Niere bezeichnet und damit den äußeren Glomerulus der Vorniere nicht

scharf von dem inneren Glomerulus der Urniere scheidet. Die Urnierenkanälchen leitet auch er aus schlauchförmigen Sprossen des Peritonealepithels ab. BALFOUR (1878) faßt die Vorniere der Anamnier als einen umgewandelten vordersten Abschnitt des primären Harnleiters auf und setzt diesen gleich einem vordersten Kanälchen der Urniere. Er findet diese seine Ansicht durch folgende anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen gestützt: Erstens, der primäre Harnleiter entwickelt sich bei Selachiern nahezu in der gleichen Art und Weise wie das Urnierenkanälchen als ein später sich aushöhlender solider Auswuchs des Ursegmentstieles, bei Amphibien, Teleostiern und Petromyzonten aus einer rinnenförmigen Ausstülpung der Leibeshöhle, zweitens bei den Amphibien, Petromyzonten und Knochenfischen entwickelt sich der vordere Abschnitt des primären Harnleiters zu einem drüsigen Organ, indem er sich in ähnlicher Weise aufknäuelt, wie das auch das Urnierenkanälchen thut. BALFOUR nähert sich damit der LEYDIG'schen Auffassung, daß er der Vorniere nur den Wert eines Urnierenkanälchens zugesteht. Im übrigen teilt er die Auffassung SEMPER's, daß wenigstens in der Urniere der Selachier und Amphibien Urniere und Nachniere der Amnioten enthalten seien, auch er leitet die Urnierenkanälchen von segmentalen Ausstülpungen der Leibeshöhle ab. Einen großen Fortschritt in der Auffassung des Verhältnisses zwischen Vorniere und Urniere bringt die FÜRBRINGER'sche Arbeit (1878). Sie giebt zu, daß die Vorniere nicht bei allen Anamniern vorhanden sei, daß sie bei den Selachiern, einzelnen Teleostiern und vielleicht auch bei den Dipnoern fehle. Dieser Mangel bei einzelnen Abteilungen beweise aber jedenfalls nichts gegen die Existenzberechtigung der Vorniere. Außerdem aber kommt die Vorniere bei anderen Anamniern sehr wohl zur Funktion entweder während eines längeren Abschnittes der Larvenzeit (Petromyzonten, Amphibien), also gerade wie die Urniere bei den Amnioten, oder auch während des ganzen Lebens (bei den meisten Teleostiern und den Chondrostiern), und zwar bei einzelnen während des ganzen Lebens als ausschließliche Nierenbildung. Gerade diese letztere Thatsache, welche später von EMMERY (1880, 1881) bestätigt, von GROSGLICK (1885, 1886) teilweise bestritten wurde, dürfe genügen, die Berechtigung, ein besonderes Nierensystem aufzustellen, nachzuweisen. FÜRBRINGER sieht in der Vorniere eine Bildung, welche allerdings im einzelnen sowohl von Urniere, wie von Niere mannigfach abweicht, die aber bei den meisten Anamniern kürzer oder länger als einziges Harnorgan funktioniert und sich, soweit es bekannt ist, als ein Hauptbestandteil der Niere aus gewundenen Harnkanälchen und MALPIGHI'schen Körperchen zusammensetzt.

Auch für die Amnioten bringen KÖLLIKER (1879) und BRAUN (1877) den Nachweis der Entstehung der Urniere aus segmentalen Wucherungen des Cölomepithels.

Einen neuen Beweis für die Selbständigkeit der Vorniere bringen die Arbeiten von GASSER und SIEMERLING (1878, 1879), SIEMERLING (1882), BALFOUR und SEDGWICK (1878, 1879), BALFOUR (1881), SEDGWICK (1880 A und B) durch den Nachweis, daß bei dem Hühnchen Anzeichen vorhanden sind für die Existenz eines zweiten provisorischen Harnorganes, welches in seiner Entwickelung der Entwickelung der Urniere vorausgehen muß, und das sämtliche Autoren übereinstimmend und unabhängig voneinander als Homologon der Anamniervorniere ansprechen. Allein die Beweise, welche in einzelnen Arbeiten beigebracht werden, sind außerordentlich dürftig, und nur der Nachweis, daß ein äußerer Glomerulus eine Zeitlang existiert, scheint einzig und allein stichhaltig zu sein, da bislang an keiner Urniere die Bildung eines äußeren Glomerulus nachgewiesen werden konnte. Was aber als Vornierenkanälchen von den Autoren beschrieben wird, scheint dem Ort und der Zeit der Entstehung nach vielmehr rudimentären Urnierenkanälchen zu entsprechen. SEDGWICK (1880) bricht aber insofern einer neuen Anschauung über die Entwickelung der Urnierenkanälchen Bahn, als er nachzuweisen glaubt, sowohl bei Selachiern wie bei Vögeln, daß die Urnierenkanälchen nicht Ausstülpungen des Cölomepithels sind, sondern von Anfang an durch die hohl bleibenden (Selachier) oder solid gewordenen (Hühnchen) Ursegmentstiele repräsentiert sind. Mit dieser Entdeckung tritt ein neuer markanter Unterschied zwischen Vornierenkanälchen, die, wo sie in ihrer Entwickelung beobachtet werden konnten, als Ausstülpungen der Leibeshöhle entstehen, und den Urnierenkanälchen, welche keine Neubildungen, sondern präexistierende Gebilde sind, auf.

In einer zweiten Arbeit (1881) gelingt es SEDGWICK, zum erstenmal die Entwickelung der Vorniere eines Amnioten darzustellen, sie entwickelt sich ähnlich wie bei den Amphibien durch einen soliden Zellstrang, welcher durch Wucherung der Ursegmentstiele als kontinuierliches Gebilde entsteht, welches sich genau wie bei den Amphibien nur unvollkommen von seiner Unterlage löst. Die einzige Unterscheidung zwischen Hühnchen und Amphibien besteht in der hohlen oder soliden Anlage. Er kommt damit bei einer dritten Wirbeltierklasse zu dem gleichen Resultat, wie es

längst bei Amphibien und Teleostiern gewonnen war, und gewinnt die Ueberzeugung von der innerhalb des Wirbeltierstammes einheitlichen Anlage der Vorniere. Daß die Vorniere bei einzelnen Wirbeltierklassen fehlt, führt er auf den verschiedenen Dotterreichtum der einzelnen Embryonen zurück, denn die Vorniere ist vorhanden bei den Klassen, deren Embryonen eine geringe Menge Nahrungsdotter haben und die eine lange Larvenperiode durchmachen müssen, sie fehlt, wo große Massen Nahrungsdotter aufgehäuft sind oder der Embryo den größten Teil seiner Entwickelung im Ei durchmacht. Die vorhandene oder nicht vorhandene Vorniere wiederum wird ihren Einfluß auf die Entwickelung der Urniere geltend machen. Wo keine Vorniere zur Anlage gelangt, muß die Urniere früher auftreten und wird deshalb, wie das die Urnierenkanälchen der Selachier zeigen, primitivere Form besitzen. Was die Beziehung von Vorniere, Urniere und Nachniere anbetrifft, so leitet SEDGWICK alle drei von einem primitiven Harnorgan ab. Alle Thatsachen, welche für diese gemeinsame Abstammung sprechen, zählt er auf: erstens die Entwickelung der Urnierenkanälchen der Selachier und die Entwickelung der Vorniere und des primären Harnleiters als Teile der Leibeshöhle, zweitens die eigentümliche Beeinflussung der Urnierenkanälchenentwickelung bei den Ichthyopsiden durch eine vorhandene Vorniere, drittens die Strukturähnlichkeit der Vorniere und der Urniere, vor allem die Thatsache, daß sich die Glomeruli beider Drüsen in anatomisch korrespondierenden, d. i. homologen Teilen der Leibeshöhle entwickeln, nämlich in den Ursegmentstielen. Dieses Ahnenorgan hat nach SEDGWICK bestanden aus einem Gang, dem primären Harnleiter, und queren Kanälchen, welche den Gang in jedem Segment mit der Leibeshöhle in offene Verbindung setzen, die Nephrostome derselben lagen dicht neben einem Glomerulus, welcher in die Nähe der großen Gefäßstämme gestellt war und als exkretorisches Organ funktionierte. Das vordere Ende des primitiven Ahnenorganes wurde von der Larve benutzt, infolgedessen erscheint es bei den jetzigen Formen im Vergleich zu anderen Organen frühzeitig und wahrt primitivere Form; als primitiv sieht SEDGWICK die gemeinsame Anlage von Harnleiter und Harnkanälchen an. Der hintere Teil des Ahnenorganes verzögert sein Erscheinen, infolgedessen wird seine Entwickelung modifiziert und die Urniere gebildet; als modifiziert betrachtet SEDGWICK die getrennte Anlage von Harnkanälchen und Harnleiter.

BALFOUR und PARKER (1882) finden bei Lepidosteus osseus die in der Entwickelung vollendete Vorniere aus einem Segment bestehend, welches ein Hauptkanälchen, eine Vornierenkammer und ein Nephrostomalkanälchen besitzt. Beide Forscher weisen auf die Uebereinstimmung hin, die dieses Vornierensegment mit einem Urnierensegment zeigt. Da sie die Vornierenkammer und das Nephrostomalkanälchen durch eine allmählich vor sich gehende Abgrenzung des dorsalen Leibeshöhlenwinkels von der übrigen Leibeshöhle entstehen lassen, glauben sie den Beweis für die Hypothese GOETTE's (1875) und FÜRBRINGER's (1878) erbracht zu haben, daß das Urnierensegment sich aus dem Vornierensegment durch allmähliche Abkammerung der BOWMAN'schen Kapsel von der allgemeinen Leibeshöhle entwickelt. Auch RENSON (1883) stimmt SEDGWICK's Theorie nach seinen Untersuchungen an Vögeln und Säugetieren vollständig zu, auch er unterscheidet Vorniere, Urniere und Nachniere und ist damit der erste, welcher eine Vorniere auch bei Säugern annimmt, in diesem letzteren Punkte schließen sich ihm später JANOŠIK (1885) und LOCKWOOD (1887) an, JANOŠIK (1887) ist außerdem der erste, welcher auch dem Menschen eine Vorniere zuerkennen möchte. Vorniere, Urniere und Nachniere sind nur verschiedene Apparate der Entwickelung eines ehemals einheitlichen Ahnenorgans. Alle drei Organe nehmen ihren Ursprung vom Cölomepithel, die Vorniere direkt, Urniere und Nachniere indirekt. Außerdem sollen zwischen den kaudalen Kanälchen der Vorniere und den kranialen Kanälchen der Urniere Uebergänge vorkommen, Uebergänge, die sich auch auf die beiderseitigen Glomeruli erstrecken.

Endlich faßt auch BEARD (1887) Vorniere und Urniere als metamere Teile eines einheitlichen Systems auf in der Weise, daß der Vorniere das erste, der Urniere die folgenden Nephridien zugehören.

Damit sind wir am Schlusse der ersten Periode angelangt; wohl sind Vorniere und Urniere als voneinander verschiedene Organe getrennt worden, wir haben aber außer dem äußeren Glomerulus und der abgesonderten Lage keine besonderen Charaktere für die Vorniere gewonnen, welche uns eine sichere Unterscheidung gegen die Urniere ermöglichen, der äußere Glomerulus und die abgesonderte Lage finden sich aber nicht bei allen Anamniern, so daß diese nicht als allgemein giltige Unterscheidungsmerkmale angesehen werden können. Ebensowenig haben wir eine klare Einsicht über das Wesen der Vorniere, da ihre Existenz nur bei Anamniern nachgewiesen ist, und endlich haben wir keine entwickelungsgeschichtlichen Merkmale, welche sich zu einer sicheren Unterscheidung zwischen Vornieren- und Urnierenkanälchen eignen.

Periode nach RÜCKERT.

Dieser mehr und mehr sich geltend machenden Uebereinstimmung gegenüber fassen VAN WIJHE (1888) und RÜCKERT (1888) Vorniere und Urniere als morphologisch verschiedene Organe auf. Nach RÜCKERT ist eine Homodynamie zwischen Vorniere und Urniere deswegen unmöglich, weil erstens beide sich nicht in gleicher Weise entwickeln; die Vorniere entsteht durch eine Ausstülpung eines Somiten, die Urniere dadurch, daß ein benachbarter Abschnitt des Somiten als solcher in die Anlage eines Kanälchens sich umwandelt; zweitens, weil sich später in der Vornierengegend, und zwar in der ganzen Längenausdehnung, Rudimente von Urnierenkanälchen entwickeln, und drittens, weil die Urniere eigentlich viel später entsteht als die Vorniere. RÜCKERT faßt deshalb die Urnierenkanälchen als eine neue, zur vollkommeneren Ausbildung gelangende Generation von Vornierenkanälchen auf. Ihm schließen sich mit geringer Modifikation an VAN WIJHE (1889), HOFFMANN (1889) und WIEDERSHEIM (1890); bei letzteren findet sich schon der Gedanke ausgesprochen, daß sich wahrscheinlich der Glomus und mit diesem das ganze System der Vorniere bei den Urreptilien einst durch das ganze Cölom hindurch erstreckte. Am schärfsten von allen Autoren faßt VAN WIJHE (1889) die Differenz zwischen Vorniere und Urniere in folgende Punkte zusammen: Erstens, die Vorniere entsteht vor dem Erscheinen des Ganges, ist überhaupt das erste, was vom Exkretionssystem auftritt, die Urniere dagegen entsteht erst nach dem Erscheinen des Ganges. Zweitens, die Vorniere entsteht als eine wahrscheinlich bei allen Wirbeltieren segmentierte Ausstülpung nur der Somatopleura des am weitesten lateral gelegenen Abschnittes des Ursegmentstieles, ihr Hohlraum ist also nichts anderes als eine Ausbuchtung des Cöloms; die Urniere dagegen bildet sich nicht als eine Ausstülpung und wird sowohl von der Somato- als der Splanchnopleura gebildet. Drittens, der primäre Harnleiter entsteht stets im Zusammenhang mit der Vorniere, dagegen in Diskontinuität mit der Urniere; die Urnierenkanälchen brechen erst sekundär in denselben durch. Viertens, die Urniere besitzt MALPIGHI'sche Körperchen, die Vorniere nicht; ihr Glomus ist mit den Glomeruli der Urniere nicht homodynam, weil er ein in die Leibeshöhle eingestülpter Gefäßknäuel ist.

Auf etwas anderem Wege kommt SEMON (1890, 1891) durch seine Untersuchungen an Ichthyophis glutinosus zu dem gleichen Standpunkt wie RÜCKERT. Er behauptet, daß Teile der Vorniere — primärer Harnleiter und die Vornierenkammer — sich über die ganze Länge des Rumpfes erstrecken und daß die Hauptkanälchen der Vorniere, welche nur in den vordersten 12—13 Segmenten zur Entwickelung gelangen, im hinteren Körperabschnitt durch Bildungen (Nebennierenballen) vertreten werden, welche genetisch aus ihnen abzuleiten sind. Es finden sich deshalb nach SEMON Vorniere und Urniere von Ichthyophis durch sämtliche Rumpfsegmente bis zur Kloake nebeneinander in den gleichen Segmenten, wobei immer das Urnierenkanälchen dorsal zum Vornierenkanälchen liegt; Vorniere und Urniere können deshalb nicht als vorderer und hinterer Abschnitt des gleichen Ahnenorganes aufgefaßt werden. Wären die durch SEMON beigebrachten Thatsachen richtig, so würde dadurch die Hypothese RÜCKERT's und VAN WIJHE's bewiesen werden, es muß aber gleich hinzugefügt werden, daß bei einem anderen Gymnophionen, bei dem eine vollständige Entwickelungsreihe vorliegt, den SEMON'schen Resultaten völlig widersprechende Ergebnisse erzielt wurden. Wenn somit nach SEMON Vornierensegmente und Urnierensegmente verschiedene Bildungen sind, so sind sie doch völlig gleich gebaut und haben sich wahrscheinlich in gleicher Art und Weise entwickelt, nur erreicht das Urnierensegment eine höhere Entwickelungsstufe. Der Gedankengang, welcher SEMON zu dieser Behauptung führt, ist kurz folgender: Die Vorniere besteht aus zwei Teilen, den Hauptkanälchen, welche für jedes einzelne Vornierensegment besonders entwickelt werden, und der einheitlichen Vornierenkammer, welche für alle Vornierensegmente gemeinsam angelegt wird. Diese gemeinsame Vornierenkammer entsteht durch eine Abschnürung des dorsalen Abschnittes der Leibeshöhle, in welchen auch die Hauptkanälchen münden; die Abschnürung ist keine vollständige, indem jedesmal da, wo die Einmündung eines Hauptkanälchens erfolgt, eine Verbindung zwischen Vornierenkammer und allgemeiner Leibeshöhle offen bleibt, diese Stellen bezeichnet SEMON als Außentrichter; weiterhin wird die einheitliche Vornierenkammer zwischen je zwei Hauptkanälchen durch segmental einwachsende Aortenäste eingestülpt, und zwar so tief, daß immer die viscerale Wand die parietale der Vornierenkammer berührt; durch diesen Einstülpungsvorgang wird die Vornierenkammer unvollkommen in ebensoviele Abschnitte zerlegt, als Hauptkanälchen vorhanden sind, und ein jeder dieser Abschnitte steht auf der einen Seite durch das Hauptkanälchen mit dem primären Harnleiter, auf der anderen Seite durch den Außentrichter mit der allgemeinen Leibeshöhle in Verbindung. Auf dieser Entwickelungsstufe bleibt die nach SEMON höchstentwickelte Vorniere von Ichthyophis stehen.

Denkt man sich nun diesen unvollkommenen Teilungsprozeß zu einem vollständigen durchgeführt, so wird die einheitliche Vornierenkammer in ebensoviele getrennte Kämmerchen zerfallen, und damit ist eine Entwickelungsstufe erreicht, welche durch das Urnierensegment dargestellt wird. Auch das Urnierensegment setzt sich aus zwei Teilen zusammen, der eine Teil, das Hauptkanälchen findet in dem Vornieren-Hauptkanälchen sein Homologon, der andere Teil, bestehend aus BOWMAN'scher Kapsel und Nephrostomalkanälchen, würde der unvollkommen geteilten Vornierenkammer und dem Außentrichter entsprechen; das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere stellt deshalb nichts anderes dar als ein abgeschnürtes Leibeshöhlendivertikel, in welches ein Gefäßknäuel hineinragt. SEMON schließt seine theoretische Erörterung mit der Behauptung, daß das Urnierensegment nur eine zweite vervollkommnete Generation von Vornierensegmenten darstellte. Diese bestechende Theorie, die in der denkbar einfachsten Art und Weise die Verhältnisse bei den verschiedenen Vornieren unter einheitliche Gesichtspunkte bringt und die, wie es scheint, mühelos das Urnierensegment von dem Vornierensegment ableitet, hat in einer Reihe von Lehrbüchern ihren Eingang gefunden und ist wegleitend für eine ganze Anzahl neuer Untersuchungen gewesen. Wir müssen deshalb feststellen, daß ihre entwickelungsgeschichtliche Grundlage eine lediglich theoretische ist und durch alle neuen Befunde, welche in den wesentlichsten Dingen übereinstimmen, widerlegt wird.

Gegen die durch RÜCKERT, VAN WIJHE und SEMON begründete Auffassung, daß Vorniere und Urniere verschiedene Bildungen seien, kämpft FIELD (1891) aufs neue an. Seine theoretischen Auffassungen werden neben denen RÜCKERT's und VAN WIJHE's grundlegend. In seiner sorgfältigen Art und Weise stellt er zunächst die anatomisch und entwickelungsgeschichtlichen Unterschiede der ausgebildeten Vorniere und der ausgebildeten Urniere zusammen, wobei er exkretorischen und filtratorischen Abschnitt auseinanderhält. Ich hebe aus dieser Zusammenstellung nur die wichtigsten Punkte heraus: Erstens, das Glomus der Vorniere liegt innerhalb der allgemeinen Leibeshöhle und ist ein einheitliches Gebilde. Die Glomeruli der Urniere sind mehrere Einheiten und liegen innerhalb eines Abschnittes des Urnierenkanälchens, der BOWMAN'schen Kapsel. Zweitens, die Vornierenkanälchen entwickeln sich im Zusammenhang mit dem primären Harnleiter, die Urnierenkanälchen getrennt von ihm und verbinden sich ihm erst sekundär. Diesen Unterschieden stehen auf der anderen Seite Uebereinstimmungen gegenüber: Erstens, bei dem Glomus und den Glomerulis die übereinstimmende Anlage, die segmentale Verbindung mit der Aorta und die Entwickelung in Körperregionen, die einander serial homolog sind, zweitens bei den Kanälchen die metamere Anlage und die Einmündung in den gleichen Ausführungsgang. Diese Uebereinstimmungen sind für FIELD so wichtiger Natur, daß er Vorniere und Urniere aus gemeinsamem Ursprung ableiten muß, zumal da die Unterschiede alle auf den Umstand zurückgeführt werden können, daß Vorniere und Urniere zu verschiedenen Zeiten entwickelt werden. Diese zeitlich verschiedene Anlage leitet er mit SEDGWICK aus einem längeren Larvenzustand ab; die frühzeitige Erreichung der Selbständigkeit zwingt auch zur frühzeitigen Herstellung eines Harnorganes. Deswegen wird von dem ursprünglich einheitlichen Ahnenorgan ein kranialer Abschnitt in beschleunigtem Tempo zur Funktion fertiggestellt, und aus dieser verfrühten Anlage, welche selbstverständlich ganz andere Entwickelungsbedingungen als später schaffen muß, entspringen in letzter Linie die Unterschiede zwischen beiden Organen. Erstens: der frühzeitig entwickelte vordere Abschnitt verlangt selbstverständlich einen Ausführungsgang, deshalb wird dieser gleichzeitig mit der Vorniere angelegt, und deswegen treffen die später zur Anlage gelangenden Urnierenkanälchen in ihren Segmenten bereits einen fertig gebildeten Ausführungsgang vor und verbinden sich mit ihm. Zweitens: Glomus und Glomeruli liegen beide bei dem Ahnenorgan ursprünglich in dem dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle, kommen die sich in der Anlage verspätenden Glomeruli der Urnierensegmente zur Entwickelung, hat sich dieser Raum der Leibeshöhle von der übrigen Leibeshöhle in einzelnen Stücken bereits abgetrennt, er bleibt aber immer dem dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle homolog; infolgedessen kann sich der frühzeitig auftretende Glomus kontinuierlich und müssen sich die verspätet auftretenden Glomeruli diskontinuierlich entwickeln. Daß in der That die Vorniere durch einen längeren oder kürzeren Larvenzustand oder durch ein Ueberspringen desselben beeinflußt wird, kann FIELD mit Leichtigkeit nachweisen, denn die Vorniere kommt zur Funktion und vollen Ausbildung bei Cyclostomen, Teleostiern, Ganoiden, Dipnoern und Amphibien, alles Tieren, welche bei ihrer Entwickelung einen längeren Larvenzustand durchmachen, und sie kommt nicht zur Funktion und erhält nur eine rudimentäre Ausbildung bei Selachiern und Amnioten, das sind Tiere, welche entweder bei der Eiablage in ihrem Dotter genügend Nahrungsmaterial mitbekommen oder von der Mutter ernährt werden, also ein selbständiges Leben nicht nötig haben. Wenn VAN WIJHE (1889) einen so

großen Wert auf den Unterschied in der Entwickelung der Hauptkanälchen des Vornieren- und Urnierensegmentes lege, wenn er behaupte, daß das eine durch Ausstülpung des Ursegmentstieles, das andere vom Ursegmentstiel selbst gebildet werde, so übersehe er die Thatsache, daß der zum Urnierenkanälchen umgewandelte Ursegmentstiel doch auf den primären Harnleiter zuwachsen und in ihn durchbrechen müsse, daß also schließlich doch bei der Bildung des Urnierenhauptkanälchens nur ein Auswachsen der Somatopleura des Ursegmentstieles genau so wie bei dem des Vornierenhauptkanälchens erfolge. Mit diesem Gedankengang nähert sich FIELD bereits der richtigen Auffassung über die Entwickelung des Urnierenkanälchens. Viel ernster wirkt nach FIELD die von RÜCKERT aufgestellte Behauptung des gleichzeitigen Vorkommens von Vornieren- und Urnierenkanälchen im gleichen Segment. FIELD sagt aber ganz richtig gegen RÜCKERT, daß mit dem Nachweis von blindgeschlossenen Ursegmentstielen in der Vornierenregion noch nicht der Nachweis von Urnierenkanälchen geleistet sei; Ursegmentstiele kämen selbstverständlich in allen Segmenten, also auch in dem Vornierensegment vor. Zum Nachweis eines Urnierenkanälchens gehören daher vor allen Dingen der Nachweis des Auswachsens und der Verbindung mit dem primären Harnleiter, aber gerade dieser Nachweis sei noch nicht einwandfrei geliefert. FIELD giebt aber die Möglichkeit zu, daß dieser Nachweis in der Zukunft geliefert werden könne, wie das ja thatsächlich der Fall gewesen ist, aber auch dieser Nachweis würde die Abstammung von Vorniere und Urniere von einem gemeinsamen Ahnenorgan nicht widerlegen, denn ebenso gut wie in der Urniere neben den primären Kanälchen infolge erhöhter Inanspruchnahme des Organes sekundäre Kanälchen aufträten, ebenso gut könne die funktionelle Inanspruchnahme bereits bei dem Ahnenorgan diese Vermehrung ausgelöst haben, bevor die Scheidung in Vorniere und Urniere eingetreten war, dann hätte die Entwickelung sekundärer Kanälchen in der Vornierenregion nichts Auffallendes. Mit dieser Erklärung giebt meiner Ansicht nach FIELD seinen ganzen Standpunkt preis. Wenn die Urnierenkanälchen, welche in den Vornierensegmenten vorkommen, stets nur sekundären Vornierenkanälchen und niemals primären entsprechen, so besteht ein Unterschied zwischen beiden, und FIELD stellt sich unbewußt auf den Standpunkt RÜCKERT's und SEMON's, daß Urnierenkanälchen einer zweiten Generation von Harnkanälchen entsprechen, denn ob man nun diese zweite Generation sekundäre Vornierenkanälchen oder primäre Urnierenkanälchen nennt, das bleibt sich gleich, der Name thut nichts zur Sache, der bestehende Unterschied ist das Entscheidende.

Einen ganz neuen Standpunkt nimmt BOVERI (1890, 1892) ein, seine Theorie, von der ich Teile bereits im Kapitel Vorniere besprochen habe, stellt ein wohldurchdachtes Ganzes dar. Ich muß deshalb wiederholen, daß BOVERI die Harnkanälchen und den Peribranchialraum des Amphioxus mit den Vornierenkanälchen und dem primären Harnleiter der Kranioten homologisiert. Ich verweise dabei zum weiteren Verständnis auf die in Fig. 252 A u. B. abgedruckten schematischen Zeichnungen BOVERI's, in ihnen sind die homologen Teile durch gleiche Ausführung hervorgehoben. Setzt man den Harnapparat des Amphioxus mit der Vorniere der Kranioten, den Peribranchialraum mit dem primären Harnleiter homolog, so muß zugegeben werden, daß ein Vergleich beider Figuren zur logischen Fortsetzung der Theorie zwingt, daß nämlich die Genitalkammer des Amphioxus dem Urnierenkanälchen entspricht. Der Ursegmentstiel (nach BOVERI das spätere Urnierenkanälchen) bleibt bei dem Amphioxus mit dem Ursegment in offener Verbindung, mit der Seitenplatte verbindet er sich durch einen soliden Strang (Mesodermallamelle der Genitalkammer), bei den Kranioten ist es meist umgekehrt. BOVERI setzt zunächst die Genitalkammern des Amphioxus den Ursegmentstielen der Kranioten homolog, und da diese — nach BOVERI's Ansicht — tale quale in die Anlage eines Urnierenkanälchens übergehen, so ist die Homologie zwischen Urnierenkanälchen und Genitalkammer begründet. Im weiteren findet BOVERI, daß die Urnierenkanälchen der Kranioten in der Längsrichtung des Körpers eine Region einnehmen, welche derjenigen, in welcher sich beim Amphioxus die Genitalkammern erstrecken, ungefähr entspricht, dann betont er, daß RÜCKERT die Genitalzellen der Selachier ursprünglich in dem ventralen Bereiche der Ursegmentstiele nachweist, und faßt diese Thatsache als eine phylogenetische Reminiscenz auf. Ferner weist BOVERI auf die Gestaltverschiebungen, welche sich im Mesoderm sowohl bei den Kranioten wie bei dem Amphioxus in ganz übereinstimmender Weise ausbilden und dort mit der Entstehung des primären Harnleiters, hier mit der des Peribranchialraumes in engstem Zusammenhange stehen. Bei dem Selachierembryo, welcher der schematischen Figur 253 B als Grundlage dient, wird das Mesoderm durch das Einwachsen des primären Harnleiters zweimal winklig eingeknickt, so daß eine Art Bajonettstellung entsteht, die beiden vertikalen Schenkel werden durch Myotom und Seitenplatte, der horizontale durch den Ursegmentstiel repräsentiert. Genau die gleichen Verhältnisse zeigt

der Amphioxusquerschnitt, Fig. 253 A, nur daß die Knickungen ausgeprägter sind; auch hier ist der Peribranchialraum — nach Boveri das Homologon des primären Harnleiters — die auslösende Ursache. Endlich entleeren die Genitalkammern alljährlich durch jedes Jahr neu einreißende Oeffnungen ihren Inhalt in den Peribranchialraum nach außen, während die Ursegmentstiele der Kranioten als Urnierenkanälchen sich dauernd in den primären Harnleiter öffnen. Wenn man sich überlegt, sagt Boveri, auf welchem Wege die Verbindung zweier ursprünglich voneinander

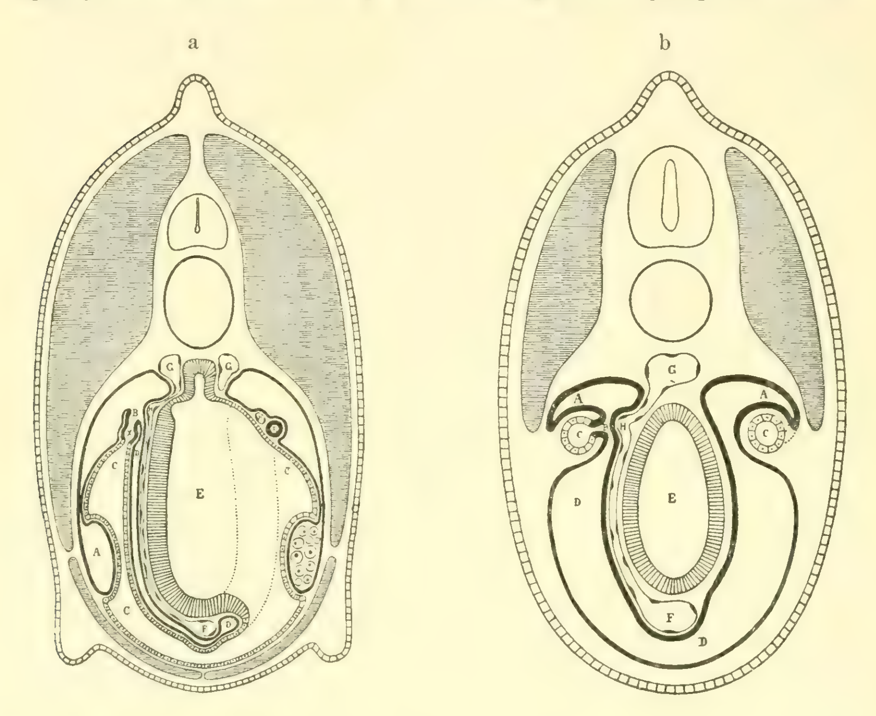


Fig. 252a. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion des ausgewachsenen Amphioxus. Nach Boveri (1892). *A* Gonade; *B* Nephrostom des Nierenkanälchens; *C* Peribranchialraum; *D* Leibeshöhle; *E* Darmlichtung; *F* Subbranchialgefäß; *G* Aorta. Die Mesodermlamelle der Gonade ist als offener Leibeshöhlenabschnitt gezeichnet.

Fig. 252b. Schematischer Querschnitt durch einen Selachierembryo. *A* blind geschlossene Anlage des Urnierenkanälchens; *B* Nephrostom des Vornierenkanälchens; *C* primärer Harnleiter; *D* Leibeshöhle; *E* Darmlichtung; *F* Subintestinalvene; *G* Aorta; *H* Vornierenarterie (Paul Mayer'sches Darmgefäß).

abgeschlossenen und aus ganz verschiedenen Grundlagen sich entwickelnden Körperhohlräume, wie der primäre Harnleiter und die Urnierenkanälchen sind, phylogenetisch entstanden sein kann, so wird man kaum eine naturgemäßere und befriedigendere Lösung finden können, als die, welche sich hier darbietet: daß die dauernde, zu einem fixierten embryonal-mechanischen Prozeß gewordene Einmündung durch ein zeitweilig noch regelloses Platzen der Scheidewände beim ausgebildeten Tiere vorbereitet worden ist. Sind die Urnierenkanälchen der Kranioten den Genitalkammern des Amphioxus homolog, so stellen die Urnierenkanälchen ein phylogenetisch älteres Organ dar als die Vornierenkanälchen, nur als Harnorgan sind sie jünger. Boveri faßt deswegen seinen Vergleich zwischen Vorniere und Urniere darin zusammen, daß 1) die beiden Arten von Kanälchen ganz verschieden entstehen, und daß 2) die Urnierenkanälchen als Anlagen zwar ebenso alt oder älter sind als die Vornierenkanälchen, daß sie aber erst bedeutend später in den Dienst der Exkretion treten und sich zu Nierenkanälchen ausbilden. Gegen die Boveri'sche Theorie ist zunächst das eine — allerdings Entscheidende — geltend zu machen, daß sie auf einer Auf-

fassung des Kraniotenurnierenkanälchens beruht, welche nach unseren heutigen Kenntnissen nicht mehr möglich ist; der Ursegmentstiel ist nicht gleichwertig einer Urnierenkanälchenanlage, ebensowenig wie er einer Vornierenkanälchenanlage entspricht. Er stellt den gemeinsamen Mutterboden für die beiden Harnorgane dar, aus welchem sich sowohl Vornierenkanälchen als Urnierenkanälchen durch Neubildung entwickeln. Es ist deshalb BOVERI ohne weiteres zuzugeben, daß die Gonadensäcke des Amphioxus den gleichen Ursprung haben wie die Vornierenkanälchen und Ur-

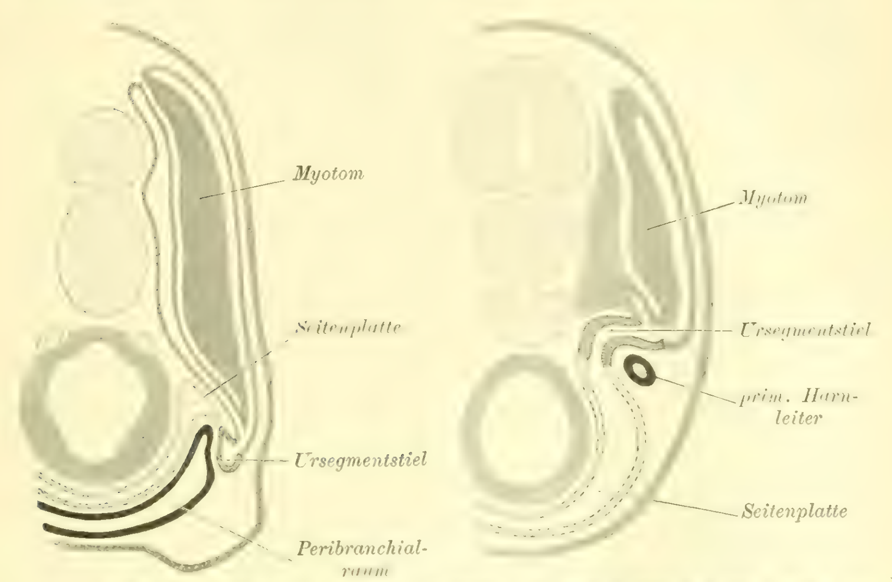


Fig. 253a. Querschnitt durch die Kiemen- und Genitalregion eines jungen Amphioxus. Nach BOVERI (1892). Der Schnitt ist so gelegt gedacht, daß beiderseits ein primärer Kiemenbogen der Länge nach durchschnitten ist. Peribranchialraum schwarz; Seitenplatte punktiert, Ursegmentstiel gestrichelt; Myotom, Sklerotom und Cutisplatte grau.

Fig. 253b. Querschnitt durch einen Selachierembryo mit ausgebildetem primären Harnleiter. Nach BOVERI. Primärer Harnleiter schwarz, sonst Bezeichnung wie Fig. 253a.

nierenkanälchen, nämlich von der Somatopleura des Ursegmentstieles, daß aber die gleiche Abstammung keine Homologie zwischen den Neubildungen begründet. Gerade in der von BOVERI hervorgehobenen Thatsache, daß in den Ursegmentstielen der Selachier nebeneinander die ersten Anlagen von Vornierenkanälchen, Urnierenkanälchen und den Genitaldrüsen vorhanden sind, liegt heute die beste Widerlegung der BOVERI'schen Theorie. Ich gebe zu, daß sowohl Vornierenkanälchen wie Urnierenkanälchen sich aus zwei Teilen zusammensetzen, aus einem präexistierenden, dem lateralen Abschnitt des Ursegmentstieles, welcher in der speciellen Darstellung als Ergänzungskanälchen bezeichnet wurde, und welcher auch die Genitalregion einschließt, und aus einer Neubildung, dem Hauptkanälchen. Die Hauptkanälchen aber, welche unter allen Umständen im funktionierenden Organ vorhanden sind, sind die wichtigsten Bestandteile. Das Ergänzungskanälchen, welches überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt oder vor Fertigstellung des Organes zurückgebildet werden kann, ist ein nebensächlicher Bestandteil. Genau so verhält es sich mit der Entwickelung der Gonadensäcke des Amphioxus. Auch hier lassen sich nach der BOVERI'schen Darstellung zwei Teile auseinanderhalten, die Gonadensäcke selbst und ihre Verbindung mit dem subchordalen Cölom; die Gonade stellt die Neubildung, die Verbindung mit dem subchordalen Cölom, teilweise oder ganz, das läßt sich nicht entscheiden — ist auch für uns gleichgiltig — den Ursegmentstiel dar. Müssen wir also ein Aequivalent für das Ergänzungskanälchen suchen, so können wir für dasselbe nur die sog. Mesodermlamelle nehmen, welche die Genitalkammer mit dem subchordalen Cölom als solider Strang verbindet, ebenso wie wir das Aequivalent für das Hauptkanälcheu des Vornieren- und des Urnierensegmentes in der Genital-

kammer selbst suchen müssen. Damit kommen wir aber nur zu der Behauptung, daß das Ergänzungskanälchen, weil es im Ursegmentstiel vorgebildet ist, die phylogenetisch ältere Bildung darstellt, eine Thatsache, die aber an dem Verhältnis zwischen Vorniere und Urniere nichts ändert, denn genau dasselbe Ergänzungskanälchen vervollständigt auch das Vornierensegment. Wir haben bereits in dem Abschnitt Vorniere gesehen, daß die Theorie BOVERI's, welche als ein Ganzes aufzufassen ist, und bei der das Ganze mit den einzelnen Teilen steht und fällt, auch puncto Ableitung des primären Harnleiters schwere Bedenken erregt, so daß sie trotz ihrer geistreichen Begründung als kaum berechtigt bezeichnet werden muß.

Auf die Möglichkeit, die Vornierenkanälchen der Kranioten mit den Gonaden des Amphioxus zu homologisieren, habe ich bereits oben hingewiesen.

Die SEDGWICK-FIELD'sche Theorie erhält durch die Untersuchungen von PRICE (1896) eine neue Stütze. In der That haben wir in der Ontogenie von Bdellostoma scheinbar die ganze von SEDGWICK und FIELD postulierte Entwickelung vor uns, wir haben einmal das Ahnenorgan, das sich durch die ganze Leibeshöhle hindurch bis zur Kloake erstreckt, und zweitens die Differenzierung dieses Ahnenorgans in Vorniere und Urniere. PRICE führt sogar für das Ahnenorgan den neuen Namen des Holonephros ein. Die Existenz des Holonephros muß ich ohne weiteres zugeben, ich kann aber nicht zugeben, daß dieser Holonephros dem Ahnenorgan, wie es SEDGWICK und FIELD postulieren, entspricht, und kann ferner nicht zugeben, daß, wenn dieser Holonephros sich in einen kranialen und einen kaudalen Abschnitt differenziert, dieser kaudale Abschnitt Urniere ist. Außerdem ist, wie wir das in der speciellen Darstellung bereits hervorgehoben haben, zwischen den Embryonen des Stadiums B und den Embryonen des Stadiums C von PRICE eine derartige Lücke, daß wir zur Verbindung dieser beiden Stadien auf Hypothesen angewiesen sind; die Entwickelung kann vom Stadium B bis zum Stadium C den Weg eingeschlagen haben, den PRICE annimmt, nämlich daß der vordere Abschnitt des Holonephros sich zu dem kranialen, der hintere Abschnitt sich zu dem kaudalen Abschnitt des erwachsenen Tieres umwandelt, dann existierte überhaupt keine Urniere, und der Holonephros wäre eine Vorniere [1]); sie kann aber auch den zweiten Weg eingeschlagen haben, daß die Rückbildung, die wir bereits bei fortschreitender Entwickelung vom Stadium A zum Stadium B konstatiert haben, noch weitere Fortschritte macht und schließlich den Holonephros auf den kranialen Abschnitt des erwachsenen Tieres reduziert, während der kaudale Abschnitt eine Neubildung wäre, die wir dann ohne weiteres als Urniere bezeichnen können. Beide Wege sind möglich und beide Wege geben eine ganz verschiedene theoretische Verwertung der Myxinoidenverhältnisse; nach dem einen Weg wäre der kaudale Abschnitt des Holonephros Vorniere, nach dem anderen Urniere. Solange wir also die Lücke zwischen Stadium B und C nicht durch Thatsachenmaterial ausfüllen können, so lange müssen wir uns in der theoretischen Verwertung der Myxinoidenverhältnisse für die Beziehung zwischen Vorniere und Urniere Reserve auflegen.

RABL (1896), welcher allerdings nur die vorläufigen Mitteilungen von PRICE kennt, kann sich den theoretischen Erklärungsversuchen von PRICE, selbst dem, daß sich die Vorniere ursprünglich in ganzer Ausdehnung über den Rumpf erstreckt, nicht anschließen, wenn er auch nicht leugnen will, daß wirklich einmal das ganze Ahnenorgan diese Längenausdehnung besessen hat. Er betont, wie RÜCKERT, daß Urnierenkanälchen und Vornierenkanälchen aus verschiedenen Abschnitten des Mesoderms entstehen und deswegen einander nicht homolog sein können. Seine Arbeit bringt aber insofern einen gewaltigen Fortschritt für unsere in Rede stehende Frage dadurch, daß sie der richtigen Auffassung der Urnierenkanälchenentwickelung die Bahn bricht. Was FIELD für das Urnierenkanälchen nur theoretisch annahm, das wird von RABL für das Urnierenkanälchen der Selachier bewiesen, daß nämlich das Hauptkanälchen des Urnierensegmentes genau so eine Neubildung ist wie das Hauptkanälchen des Vornierensegmentes. Mit diesem Nachweis fällt aber der bisher von der RÜCKERT-SEMON'schen Theorie aufgestellte wichtige Unterschied zwischen Vornieren- und Urnierensegment dahin.

Auch SEMON (1896) giebt die große Uebereinstimmung zwischen dem Bau des Vornieren- und Urnierensegmentes zu, er leitet aber diese Uebereinstimmung davon ab, daß das Urnierensegment durch Abspaltung aus dem Vornierensegment entstanden ist. Wenn ich auch schließlich zu dem gleichen Endresultat an dieser Stelle kommen werde, muß ich doch zugeben, daß das Beweismaterial SEMON's nicht stichhaltig ist. SEMON geht bei seinem theoretischen Versuch von den Verhältnissen bei der erwachsenen Myxine aus, er nimmt zunächst an, daß bei erwachsenen Tieren Vorniere und Urniere durch den kranialen und kaudalen Abschnitt des Harnorgans, wie wir ihn oben unterschieden haben, repräsentiert wird. Er behauptet ferner, daß

1) Dieser Weg wird thatsächlich eingeschlagen, wie das aus der jüngsten Arbeit von PRICE (1904) hervorgeht. Anm. während der Korrektur.

Vorniere und Urniere wenigstens mit Teilen ihrer Segmente nebeneinander in der gleichen Metamere vorkommen, er findet wenigstens MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere in gleichen Segmenten mit der Vornierenkammer und den Nephrostomalkanälchen, dem einzigen Rest der Vorniere. Diese MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere stehen aber durch Kanälchen mit der Vornierenkammer in Verbindung, und da auch in den weiter kranial gelegenen Abschnitten der Vorniere sich Zeichen einer beginnenden Längsspaltung nachweisen lassen, so nimmt er an, daß das MALPIGHI-sche Körperchen der Urniere sich von der Vornierenkammer abgespalten habe. So kommt er zu der Theorie, daß das Urnierensystem durch eine Art Längsspaltung aus dem Vornierensystem hervorgegangen sei, zunächst habe sich der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere, das ist die Vornierenkammer, der Länge nach gespalten und damit das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere geliefert, dann haben sich auch die beiden Hauptkanälchen voneinander gesondert, so daß das MALPIGHI'sche Körperchen eine gesonderte Mündung in den primären Harnleiter erhielt. Damit ist aber das Urnierensegment gebildet. So wichtig ein solcher thatsächlich erbrachter Beweis für uns wäre, so wenig ist der Beweis SEMON's anzuerkennen, denn was SEMON als MALPIGHI'sches Körperchen bezeichnet, ist nichts anderes als der äußere Glomerulus der Vorniere, der absolut nichts mit der Urniere zu thun hat, damit fällt aber das ganze Gebäude SEMON's zusammen. Es ist durch die Verhältnisse der Myxinoiden nach wie vor nichts über die Abstammung des Urnierensegmentes von dem Vornierensegment bewiesen.

MAAS (1897), ein Anhänger der RÜCKERT-SEMON'schen Theorie, sucht dieselbe auf neuem Wege zu begründen, indem er nicht die Kanälchen, sondern die Gefäßversorgung derselben zur Grundlage seiner Hypothesen macht. Er sagt, charakteristisch für die Vorniere im ursprünglichen Zustande muß gewesen sein, nicht ein frei in die Leibeshöhle vorspringender Gefäßknäuel, dem gegenüber Harnkanälchen aus der Leibeshöhle nach außen führen, sondern einzelne Segmentalkanälchen, welche in der Leibeshöhle begannen, von je einem lakunösen Gefäßnetz bekleidet wurden und die zuerst einzeln, dann durch Vereinigung zu einem Sammelgang nach außen mündeten; der äußere Glomerulus der späteren Vorniere wäre eine sekundäre Bildung, die aus den Gefäßknäueln mit der Umformung des Ahnenorgans zur Vorniere eingetreten ist. Für die Urniere dagegen sei die Bildung besonderer Glomeruli charakteristisch, die im Verlauf der Kanälchen selbst eingesenkt sind. Dieser Theorie werden wohl wenige beipflichten; die Ausbildung eines Kapillarnetzes hat, sit venia verbo, etwas Charakterloses, seinen Charakter erhält es erst durch den Ausbau des Organes, das es zu versorgen hat. Wenn Vorniere und Urniere charakteristische Unterschiede in der Gefäßversorgung zeigen, so muß dieser Unterschied in dem Bau der beiden Harnorgane begründet sein, und die MAAS'sche Theorie würde, auf die Harnorgane übertragen, lauten: Vorniere und Urniere unterscheiden sich dadurch, daß die Urniere BOWMAN'sche Kapsel zur Aufnahme der Glomeruli bildet, die Vorniere nicht, dagegen einen äußeren Glomerulus besitzt. Danach dürfte es keine Vornierenkanälchen mit einem Homologon der BOWMAN'schen Kapsel und keine Urnierenkanälchen ohne MALPIGHI'sche Körperchen geben. Beides ist aber, wie wir aus der speciellen Darstellung wissen, der Fall. Indem MAAS die Gefäßversorgung von Vorniere und Urniere zur Unterscheidung nahm, baute er seine Unterscheidungsmerkmale auf sekundäre Charaktere auf, welche bald fehlen, bald vorhanden sein können.

Ich selbst (1897 a u. b) habe mich seinerzeit der RÜCKERT'schen Auffassung angeschlossen, und zwar einmal auf Grund der Verschiedenheit der Abgangsstellen des Vornieren- und Urnierenkanälchens vom Ursegmentstiel und zweitens von dem Nebeneinandervorkommen beider Drüsen im gleichen Segment. Die FIELD'sche Forderung, daß man nicht nur einen Ursegmentstiel im Vornierenbereiche nachzuweisen hat, sondern auch sein Auswachsen und seine Verbindung mit dem primären Harnleiter, hielt ich an Selachiern, Gymnophionen, Reptilien und Vögeln für erbracht. Muß zugegeben werden, daß bei den genannten Klassen beide Drüsen nebeneinander vorkommen, so können sie nicht mehr ontogenetisch gleichwertige, aber verschieden ausgebildete Abschnitte eines einheitlichen Organes sein, sondern stellen auch ontogenetisch verschiedene Gebilde dar; ob man diese Verschiedenheit durch den Namen Urnierenkanälchen oder sekundäres Vornierenkanälchen zum Ausdruck bringt, ist dabei gleichgiltig. Ueber die Verschiedenheit im Bau des Vornieren- und Urnierensegmentes habe ich mich damals gleichfalls geäußert und namentlich versucht, die Unmöglichkeit der Ableitung des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere von einer äußeren Vornierenkammer der Amphibien darzulegen. Ich habe bereits damals zwei Vornierenkammern unterschieden, eine äußere und eine innere. Diese Unterscheidung darf wohl heute, nachdem wir die Verhältnisse bei Ganoiden und Gymnophionen genauer kennen, als berechtigt hingestellt werden. Wenn wir

also das Urnierensegment mit dem Vornierensegment vergleichen wollen, so müssen wir den Vergleich versuchen mit dem inneren Vornierenkämmerchen und seinem inneren Glomerulus.

Damit haben wir das Thatsachenmaterial zusammengetragen, das uns heute das Verhältnis zwischen Vorniere und Urniere beurteilen lassen kann. Was noch von neueren Arbeiten mit diesen Verhältnissen sich beschäftigt, schließt sich entweder der Rückert-Semon'schen Theorie (Wheeler 1899, Hatta 1900) oder der Sedgwick-Field'schen Theorie (Brauer 1902) an.

In dem Moment, wo wir den Nachweis liefern können, daß die Vorniere sich ursprünglich in ganzer Ausdehnung der Leibeshöhle erstreckt, haben wir festgestellt, daß Vorniere und Urniere in ihrer ganzen Ausdehnung nebeneinander vorkommen; die Theorie des Holonephros, der sich vorn zur Vorniere, hinten zur Urniere entwickelt, wäre damit unmöglich geworden. Nun haben wir aber im ersten Abschnitt über die theoretische Auffassung der Vorniere die Hypothese zu begründen gesucht, daß sich die Vorniere des Vertebratenvorfahren über die ganze Ausdehnung der Leibeshöhle erstreckt haben muß. Stützt sich unsere Hypothese auf ein genügendes Thatsachenmaterial, so wäre durch sie die Sedgwick-Field'sche Hypothese von der Abstammung der Vorniere und der Urniere vom gleichen Ahnenorgan widerlegt. Wir brauchen aber gar nicht auf diese Hypothese zurückzugreifen, schon der Nachweis, daß Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen im gleichen Segment nebeneinander vorkommen, würde gegen den Holonephros sprechen; und dieser Nachweis ist erbracht.

Vornieren- und Urnierenkanälchen stellen also verschiedenartige Gebilde dar. Wie unterscheidet sich ein Vornierensegment von einem Urnierensegment? Die Antwort wird uns dadurch erschwert, daß Vornierensegment und Urnierensegment den gleichen Mesodermabschnitt zur Verbindung mit der Leibeshöhle benutzen. Das Ergänzungskanälchen, aus welchem im Vornierensegment Vornierenkammer und Nephrostomalkanälchen, im Urnierensegment Bowman'sche Kapsel und Nephrostomalkanälchen hervorgehen können, stellt beide Male nichts anderes dar als den lateralen Abschnitt des Ursegmentstieles. Diese Abschnitte beider Segmente sind also die gleichen. Der Unterschied muß also gefunden werden in der Anlage der Hauptkanälchen; da haben wir festzustellen:

1) Vornierenhauptkanälchen und Urnierenkanälchen entwickeln sich aus verschiedenen Abschnitten des Ursegmentstieles.

2) das Vornierenhauptkanälchen entwickelt sich gewöhnlich *vor* Ausbildung des Sammelganges, der Harnleiter geht in Gestalt des Sammelganges durch Verschmelzung aus den Hauptkanälchen hervor, nur reduzierte Vornieren besitzen in ihrem kaudalen Abschnitt Vornierenkanälchen, welche sekundär mit dem nach hinten auswachsenden Sammelgang in Verbindung treten. Das Urnierenhauptkanälchen entwickelt sich stets nach Ausbildung des Harnleiters;

3) das Vornierenhauptkanälchen erreicht niemals die Höhe der Entfaltung des Urnierenhauptkanälchens;

4) das Vornierensegment kann einen inneren und einen äußeren Glomerulus entwickeln, das Urnierensegment nur einen innern.

Von diesen vier Unterscheidungsmerkmalen, die wir ontogenetisch aufstellen können, eignet sich nur ein einziges als Unterscheidungsmerkmal zwischen ausgebildeter Vorniere und ausgebildeter Urniere.

und das ist der äußere Glomerulus. Es ist aber dabei ausdrücklich zu betonen, daß dieses Unterscheidungsmerkmal immer nur auf die ausgebildete Urniere angewendet werden darf, niemals auf die sich entwickelnde Urniere, weil bei der Rückbildung der Vorniere der äußere Glomerulus seine Selbständigkeit dadurch beweist, daß er viel später als alle übrigen Vornierenbestandteile zurückgebildet wird, ja noch im erwachsenen Tier in Rudimenten vorhanden sein kann, so daß er in voll ausgebildetem Zustand in gleicher Höhe mit sich anlegenden Urnierenkanälchen vorkommt. Alle Angaben über Uebergangsglomeruli sind deshalb mit Vorsicht aufzufassen, weil sie eventuell dadurch vorgetäuscht werden können, daß neben dem von der Vorniere her noch bestehenden äußeren Glomerulus die inneren Glomeruli der Urniere auftreten können.

Wenn wir festhalten, daß Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen durch das gleiche Ergänzungskanälchen in die Leibeshöhle münden, so liegt der Gedanke nahe, beide als Zweige desselben Stammes aufzufassen und das Urnierenkanälchen als ein nachgebildetes Kanälchen zu bezeichnen, das sich in seiner phyletischen Entwickelung vom Vornierenkanälchen abgetrennt hat und dessen Abtrennung stets eine unvollkommene bleibt, weil dieses Urnierenkanälchen durch einen Bestandteil des Vornierenkanälchens in die Leibeshöhle einmündet. Es bleibt uns also auch in denjenigen Segmenten, wo keine Vornierenkanälchen zur Ausbildung gelangen, und bei denjenigen Tieren, welche einen freien oder ektodermalen Endabschnitt des primären entwickeln, in der Bowman'schen Kapsel und in dem Nephrostomalkanälchen des Urnierenkanälchens, soweit dieselben wirklich aus dem Ursegmentstiel hervorgegangen sind, ein Ueberrest der Vorniere erhalten.

Auch die Entstehung nachgebildeter Urnierenkanälchen spricht für diesen Abspaltungsvorgang, denn entweder finden wir bei Bildung derselben einen thatsächlichen Teilungsvorgang des primären Urnierenkanälchens oder doch wenigstens eine Abspaltung der Mutterböden voneinander.

Sind die Urnierenkanälchen eine spätere Generation von Harnkanälchen, durch Abspaltung aus den Vornierenkanälchen enstanden, und sind die Vornierenkanälchen metamer geordnet, so müssen auch die Urnierenkanälchen eine Metamerie zeigen. Die Metamerie der Urniere bildet also den primären, die Dysmetamerie den sekundären Zustand. Die Metamerie der Urniere wird bei denjenigen Tieren am reinsten auftreten, die ihre Urniere frühzeitig und über eine große Ausdehnung entwickeln, d. h. Tiere mit gering ausgebildeter und frühzeitig der Reduktion anheimfallender Vorniere und Tiere mit einer großen Anzahl von Rumpfsegmenten; deshalb sind es, wie wir oben gesehen haben, die Selachier und Gymnophionen, welche die Urnierenentwickelung am klarsten zeigen. Bei ihnen erscheint die Urniere als streng segmentale Anlage, und diese Segmentierung wird auch späterhin wenig verwischt, wenn infolge stärkerer Inanspruchnahme des Organes nachgebildete Kanälchen auftreten. Das gilt namentlich für die Urniere der Selachier (s. Fig. 450, p. 236), welche trotz zahlreicher Kanälchenneubildungen immer noch die ursprüngliche Metamerie in dem gemeinsamen Sammelrohr und dem einzigen Nephrostomalkanälchen zeigt.

Die später durch nachgebildete Urnierenkanälchen erworbene

Dysmetamerie wird dann ontogenetisch verfrüht entwickelt, so daß die metamere Anlage überhaupt nicht mehr nachzuweisen ist und die Kanälchen gleich von Anfang an in vielfacher Anlage in jedem Segment erscheinen. Die Hauptursache der Dysmetamerie bildet die Verkürzung des Rumpfes und damit die Verringerung der Zahl der Segmente, welche Urnierenkanälchen bilden, da mit der Herabminderung der Zahl der Segmente nicht auch eine Herabminderung der Ansprüche an die Funktionsthätigkeit des Organes eintritt. Die besten Beispiele für die Wirkung der Rumpfverkürzung bieten die Amphibien; wo zahlreiche Rumpfsegmente vorhanden sind, wie bei den Gymnophionen und bei Amphiuma erfolgt die Anlage auch bei diesen metamer: wo die Zahl der Rumpfsegmente vermindert ist, wie bei den übrigen Batrachiern, erfolgt die Anlage dysmetamer.

Da die Art und Weise, wie die nachgebildeten Kanälchen entwickelt werden, uns das Beweismaterial liefern müssen für die Ableitung der Nachniere, haben wir uns an dieser Stelle noch genauer mit den nachgebildeten Urnierenkanälchen zu beschäftigen. Ich gebe im Nachfolgenden zunächst eine Uebersicht über ihr Vorkommen, nach den einzelnen Tierklassen geordnet.

Teleostier: Nachgebildete Urnierenkanälchen kommen vor vom ca. 11. Rumpfsegment bis mehrere Segmente kaudal der Kloakenmündung (ca. 39. Segment). Die Anlage der primären Urnierenkanälchen ist von Anfang an dysmetamer. Die nachgebildeten Kanälchen treten gleichfalls nicht segmental angeordnet auf, sie finden sich über die ganze Länge der Urniere angelegt und kommen auch in ganzer Länge der Urniere zur Funktion.

Ganoiden: Die primären Urnierenkanälchen erstrecken sich vom 20. bis 21. Rumpfsegmente bis mehrere Segmente kaudal von der Kloake. Die Anlage der primären Urnierenkanälchen ist von Anfang an dysmetamer. Nachgebildete Urnierenkanälchen sind nicht mit Sicherheit nachgewiesen, aber ihre Bildung ist sehr wahrscheinlich.

Selachier: Die Urniere erstreckt sich vom 8. resp. 9. Rumpfsegment bis zum 35. resp. 36., d. h. auch hier 2—3 Segmente kaudal von der Kloakenmündung. Die nachgebildeten Kanälchen sind zahlreich, doch nur in den hinteren zwei Dritteln der Urniere vorhanden, am reichlichsten im kaudalen Drittel.

Petromyzonten: Die Urniere erstreckt sich vom 17. bis 82. Rumpfsegment. Die Anlage der primären Urnierenkanälchen ist von Anfang an dysmetamer. Nachgebildete Urnierenkanälchen sind nicht nachgewiesen. Die Urniere wird vom 17. bis 42. Segment zurückgebildet.

Batrachier: Die Urniere erstreckt sich vom 8. bis 18. Rumpfsegment. Die primären Urnierenkanälchen sind zahlreicher als die Urnierensegmente. Nachgebildete Urnierenkanälchen kommen nur im 13.—18. Rumpfsegment vor. Die Urniere erleidet im vorderen Abschnitt eine Rückbildung.

Gymnophionen: Die Urniere erstreckt sich vom 26. bis 100. Segment. Die primären Urnierenkanälchen sind metamer angeordnet. Die sekundären kommen in allen Urnierensegmenten vor, sie brechen aber gewöhnlich nur vom 50., seltener 40. Segment in den Harnleiter durch und gelangen damit zur Funktionsmöglichkeit.

R e p t i l i e n: Die Urniere erstreckt sich vom 5. bis 31. Ursegment. Die primären Urnierenkanälchen treten im kranialen Abschnitt segmental, im kaudalen Abschnitt nicht segmental auf. Nachgebildete Kanälchen kommen nur in den kaudalen Segmenten vor.

V ö g e l: Die Urniere (Hühnchen) erstreckt sich vom 10. bis 30. Segment. Die primären Urnierenkanälchen sind in den vordersten Segmenten segmental, in allen übrigen nicht segmental angeordnet. Nachgebildete Kanälchen kommen meist nur im 20. bis 30. Segment vor.

S ä u g e r: Die Urniere (Kaninchen) erstreckt sich vom 13. bis 30. Ursegment. Die primären Kanälchen treten von Anfang an dysmetaner auf, nachgebildete Kanälchen sollen vorhanden sein, sind aber auf jeden Fall wenig zahlreich.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, daß die nachgebildeten Kanälchen nur bei Teleostiern und Gymnophionen über die ganze Länge der Urniere zur Anlage gelangen. Während aber bei den Teleostiern sämtliche nachgebildete Kanälchen in den primären Harnleiter durchbrechen und damit die Funktionsmöglichkeit erhalten, werden bei den Gymnophionen die vordersten nachgebildeten Urnierenkanälchen nicht mehr voll entwickelt. Was sich bei den Gymnophionen im Beginne zeigt, ist fortgeschritten bei Selachiern, Batrachiern und Amnioten. Hier kommen nachgebildete Kanälchen überhaupt nur noch in den hinteren Segmenten vor. Offenbar ist diese Beschränkung auf den Raummangel zurückzuführen, weil im vorderen Teil der Leibeshöhle der sich mit seinen Drüsen entfaltende Vorder- und Mitteldarm einen zu großen Platz beansprucht.

32. Nachniere.

Die phylogenetische Deutung der Nachniere haben sich bereits eine Reihe von Autoren zur Aufgabe gestellt. BALFOUR (1878) und SEMPER (1875) bringen die Nachniere in Beziehung zu dem kaudalen Abschnitt der Urniere. Wir haben gesehen, daß sowohl bei Selachiern (p. 242 u. ff., Fig. 153, p. 234) als bei Amphibien (p. 265 u. ff., Fig. 170) sich die Tubuli collectivi der letzten Urnierensegmente vom primären Harnleiter ablösen und dadurch größere Selbständigkeit gewinnen, wir hatten diese Röhrchen als Nebenharnleiter bezeichnet. Da die letzten Abschnitte der primären Harnleiter sich untereinander vereinigen und mit zur Bildung der Harnblase resp. Kloake verwendet werden, bekommen diese Nebenharnleiter scheinbar eine von der Mündung des primären Harnleiters unabhängige Oeffnung in die Kloake. Da ferner die zugehörigen Urnierensegmente sich sehr stark weiterentwickeln, nachgebildete Urnierenkanälchen aufnehmen, erhalten sie dadurch und durch ihre Beziehung zu dem selbständigen Nebenharnleiter eine besondere Stellung gegen den kranialen und mittleren Teil der Urniere; sie sind es, welche BALFOUR und SEMPER zusammenfassen und als Homologa der Nachniere der Anamnier deuten.

Gingen BALFOUR und SEMPER bei ihrem Erklärungsversuch von der selbständigen Stellung des Ureters aus, so nehmen SEDGWICK (1880) und WIEDERSHEIM (1890) die Kanälchen zum Ausgangspunkt ihrer Hypothese und kommen zu dem Schluß, daß die Nachniere nichts anderes sei als ein hinterer, zeitlich später auftretender Abschnitt der Urniere; über die verschiedene Ausmündungsweise von Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen äußern sie sich nicht weiter. Hier greift RÜCKERT (1892) ein, welcher an den Befund von SEMON (1891) erinnert, daß die jungen Generationen der Urnierenkanälchen sich bei Ichthyophis glutinos. mit Auswüchsen des primären Harnleiters vereinigen; an einen solchen Entwickelungsmodus ließe sich möglicherweise die Entwickelung der Nachniere anknüpfen.

RÜCKERT hat mit dieser Andeutung in der That den richtigen Weg gewiesen; wir können unter Berücksichtigung der Urnierenureteren die Nachniere direkt an Teile der Urniere anschließen.

Wollen wir Nachnierenkanälchen von bestehenden Harnkanälchen ableiten, so können wir sie selbstverständlich nur in Beziehung bringen zu den nachgebildeten Urnierenkanälchen. Beide Arten von Kanälchen haben, wie wir oben feststellten, als Gemeinsames den gleichen Ursprung aus dem gleichen Mutterboden, dem nephrogenen Gewebsstrang; beide Arten galten aber bisher als grundverschieden, da die nachgebildeten Urnierenkanälchen ebenso wie die primären in den primären Harnleiter, die Nachnierenkanälchen in einen besonderen, vom primären Harnleiter ausgestülpten, Ureter einmünden. Dieser Unterschied ist durch die neueren Untersuchungen von Semon (1891), Schreiner (1902) und Brauer (1902) beseitigt worden, wir können nämlich aus den Untersuchungsergebnissen dieser Forscher eine Reihe von Einzelstadien derartig zusammenstellen, daß sie eine fast geschlossene Kette zwischen der einfachen Urniere und der ausgebildeten Nachniere bilden.

Das erste Kettenglied (s. Fig. 254 I) bildet die jugendliche Urniere der Gymnophionen. Wir haben bei diesen Amphibien (p. 270) festgestellt, daß nachgebildete Urnierenkanälchen in sämtlichen Segmenten entwickelt werden, in denen primäre Urnierenkanälchen zur Anlage gelangen, d. h. vom 24. bis zum 100. Segment. Die nachgebildeten Urnierenkanälchen der Gymnophionen zeigen aber insofern Besonderheiten, als sie nicht direkt in den primären Harnleiter münden, sondern in besondere Ausführungsgänge, welche ihnen in jedem Segment vom primären Harnleiter aus entgegenwachsen. Wenn wir als Definition eines Nachnierenkanälchens die Einmündung in einen besonderen, vom primären Harnleiter ausgestülpten Ausführungsgang annehmen, so haben wir es in dem nachgebildeten Urnierenkanälchen der Gymnophionen überhaupt nicht mehr mit Urnierenkanälchen zu thun, sondern mit Nachnierenkanälchen, Nachnierenkanälchen, welche allerdings insofern gegenüber den Nachnierenkanälchen anderer Vertebraten etwas Besonderes zeigen, als sie sich nicht zu einer einzigen Gesamtnachniere vereinigen, sondern ebensoviele einzelne Nachnieren bilden, als Segmente mit nachgebildeten Urnierenkanälchen vorhanden sind. Eine jede dieser kleinen Nachnieren besteht aus einer bestimmten Menge von Harnkanälchen, deren Zahl bei den verschiedenen Species der Gymnophionen schwankt, aber 20 nicht überschreitet. Die Anlage ihrer Ureteren erfolgt durch Ausstülpung aus dem primären Harnleiter und zwar so, daß zunächst nur ein ganz kurzer Hauptureter auswächst, sich an seinem blinden Ende erweitert und in dieses Endbläschen die Mündung des sekundären Urnierenkanälchens aufnimmt; ist das tertiäre Urnierenkanälchen angelegt, so wächst aus dem Endbläschen des Hauptureters ein Seitenast hervor — ich will ihn als primäres Sammelrohr bezeichnen —, welcher sich wie der Hauptureter verhält und in sein Endbläschen die Mündung des tertiären Urnierenkanälchens aufnimmt; der gleiche Vorgang wiederholt sich beim Auftreten des quartären und wahrscheinlich aller folgenden Urnierenkanälchen; so sehen wir, daß für jede einzelne Nachniere in der That eine Art von Ureterbäumchen gebildet wird, und wir haben deshalb oben, um diese Ureteren gegenüber den Nachnierenureteren zu unterscheiden, die Bezeichnung „Urnierenureteren“ eingeführt. Ich komme damit zu dem Schluß, daß in der Anlage der jugendlichen Urniere der Gymnophionen ein erstes Uebergangsstadium zwischen Urniere

und Nachniere vorhanden ist, indem in jedem Segment, in welchem primäre Urnierenkanälchen zur Entwickelung gelangen, aus der Summe der nachgebildeten Urnierenkanälchen eine kleine Nachniere entwickelt wird. Für die Gymnophionen wären also die Namen „nachgebildete Urnierenkanälchen" und „Nachnierenkanälchen" synonyme Bezeichnungen. In Fig. 254 I habe ich die Verhältnisse der Gymnophionen in ein Schema gebracht, primärer Harnleiter und die Ureteren sind schwarz, primäre Urnierenkanälchen schraffiert, die nachgebildeten Urnierenkanälchen mit punktierten Grenzen dargestellt. Die Verhältnisse sind insofern vereinfacht, als ich des Platzes wegen die Zahl der Urnierensegmente auf ein Viertel reduziert habe. In jedem Segment findet sich ein Ureter, welcher eine Reihe von nachgebildeten Urnierenkanälchen aufnimmt, im Schema sind nur drei dargestellt. Man sieht den Hauptureter und zwei Seitenäste, primäres und sekundäres Sammelrohr, welche in ihren Endbläschen sekundäres, tertiäres und quartäres Urnierenkanälchen aufnehmen. Der Ureter (Ur-

Fig. 254. Schemata zur Erklärung der Nachnierenableitung. Schwarz sind dargestellt: primärer Harnleiter und die Ureteren; schraffiert: primäre und nachgebildete Urnierenkanälchen; punktiert: Nachnierenkanälchen. I jugendliches Stadium eines Gymnophionen, II erwachsener Gymnophione, III Hühnchen, IV Varietät beim Menschen, V Kaninchen.

I II III IV V

nierenureter) mündet getrennt vom primären Urnierenkanälchen in den primären Harnleiter, die Einmündungsstellen beider liegen in den kranialen Segmenten ziemlich weit voneinander getrennt, in den kaudalen Segmenten nähern sie sich einander. Auf die Verhältnisse in den drei letzten noch nicht ausgebildeten Segmenten gehe ich erst später ein.

Das zweite Glied der Kette zwischen Urniere und Nachniere würde die ausgebildete Urniere der Gymnophionen liefern. Es bleiben weder alle sekundären noch alle primären Urnierenkanälchen erhalten. Die am weitesten kranial gelegenen werden zurückgebildet, so daß wir funktionierende Nachnieren frühestens vom 40., gewöhnlich erst vom 50. Segment ab nachweisen können. Die Verhältnisse der ausgewachsenen Urniere sind in Fig. 254 II dargestellt. Die Zahl der nachgebildeten Urnierenkanälchen habe ich im Schema nicht vermehrt, obgleich bei Hypogeophis, deren Verhältnisse dem Schema zu Grunde liegen, bis zu 8 nachgebildeten Urnierenkanälchen vorkommen. Es kommt mir bei diesem Schema nur darauf an, die Verminderung der Zahl der einzelnen angelegten Nachnieren nachzuweisen, und zwar werden regelmäßig die kranial gelegenen Nachnieren zurückgebildet.

Das dritte Glied repräsentiert die Urniere der Vögel. Ich überspringe also die Urniere der Reptilien, weil hier genaue Untersuchungen über nachgebildete Urnierenkanälchen und Urnierenureteren fehlen. Auch die Vögel bilden in der kaudalen Hälfte ihrer Urniere Nachnieren, indem der primäre Harnleiter für einen Teil der nachgebildeten Urnierenkanälchen Urnierenureteren, und zwar von beträchtlicher Länge, ausbildet (Fig. 280, p. 285). Es finden sich also in der Urniere der Vögel genau so wie in der Urniere der Gymnophionen zwischen die Urnierenkanälchen einzelne Nachnieren eingesprengt. Die fehlende Metamerie in der Anordnung der Nachnieren findet ihre Erklärung in der Dysmetamerie der primären Urnierenkanälchen, und diese wiederum beruht auf dem gewaltigen Verkürzungsprozeß, welcher an der Urniere der Vögel gegenüber der Urniere der Gymnophionen eingetreten ist. Während die Urniere der Gymnophionen sich in der Anlage über 70, in der Ausbildung wenigstens über 50 Segmente erstreckt, erreicht die Urniere des Hühnchens, welche dem Schema zu Grunde gelegt wurde, nur eine Ausdehnung von 20 Segmenten: wenn nur 20 Segmente sich an der Bildung von Urnierenkanälchen beteiligen, so wird hier auf 20 Segmente die Aufgabe beschränkt, welche bei den Gymnophionen 50 Segmente erfüllen. Die Mehrleistung, welche damit dem einzelnen Urnierensegment der Vögel zugemutet wird, kommt in der Vermehrung der Kanälchen zum Ausdruck, und diese Vermehrung, welche bei den Vorfahren der Vögel wahrscheinlich durch Abspaltung neuer Kanälchen von den vorhandenen ausgeführt wurde, kommt ontogenetisch verfrüht in der Dysmetamerie der Urnierenkanälchen zum Vorschein. Die Urniere des Hühnchens zeigt also den Reduktionsprozeß, welchen wir zwischen der jugendlichen und erwachsenen Urniere der Gymnophionen festgestellt haben, weiter entwickelt, und zwar nach zwei Richtungen, einmal ist die ganze Urnierenregion verkürzt, und zweitens ist die Anlage von nachgebildeten Urnierenkanälchen auf die kaudale Hälfte der Urniere beschränkt. Infolgedessen treten die Urnierenureteren erst von der Mitte der Urniere, wahrscheinlich aber noch weiter kaudalwärts auf.

Da aber mehr nachgebildete Urnierenkanälchen in die Ureteren einmünden und diese nachgebildeten Urnierenkanälchen sich dorsal von der Urniere entfalten, wird die Länge des einzelnen Ureters vergrößert, und so sehen wir im Schema der Fig. 254 III die Urnierenureteren gegenüber ihren Homologa bei den Gymnophionen bedeutend vergrößert. Die Bildung sämtlicher Ureteren erfolgt ziemlich gleichmäßig, wie ein Blick auf die Fig. 184, p. 287, lehren mag; wir können in der Anlage kaum unterscheiden, welche von den Ureteren Urnierenureteren bleiben und welcher sich zum Nachnierenureter entwickelt. Der Nachnierenureter ist also gegenüber dem Urnierenureter nichts Neues, er ist nur ein bevorzugter Ureter, welcher erhalten bleibt, wenn die Urnierenureteren der Rückbildung anheimfallen. Die mächtige Entfaltung des Nachnierenureters, die Ausbildung von primären, sekundären u. s. w. Sammelrohren ist also lediglich eine Anpassungserscheinung an die vermehrten Ansprüche des Körpers an die Harnsekretion und an die Rückbildung der Urniere und sämtlicher übrigen Nachnieren. Genau so, wie der Nachnierenureter sich den erhöhten Ansprüchen anpaßt, so bereitet sich auch der Mutterboden für die nachgebildeten Urnierenkanälchen auf die vermehrten Ansprüche vor, indem er statt 20—30 nachgebildeter Urnierenkanälchen deren eine unzählbare Menge entwickelt. Ich finde also zwischen den einzelnen kleinen Nachnieren, eingestreut in die kaudale Hälfte der Urniere, und der großen, am weitesten kaudal gelegenen bleibenden Nachniere weder einen Unterschied in der Anlage, noch einen Unterschied im Bau, sondern nur einen Unterschied in der Höhe der Ausbildung; die Nachnieren, welche durch Urnierenuretern mit dem primären Harnleiter in Verbindung stehen, bleiben, weil sie der Rückbildung später anheimfallen, unbedeutend; die Nachniere, deren Kanälchen mit dem Nachnierenureter in Verbindung stehen, geht als einziger übrig bleibender Abschnitt der Urniere eine mächtige Entfaltung ein. Während wir bei den Gymnophionen eigentlich nur primäre Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen unterscheiden dürfen, haben wir bei den Vögeln an der Bezeichnung nachgebildete Urnierenkanälchen festzuhalten, denn hier kommen echte, nicht in Ureteren einmündende nachgebildete Urnierenkanälchen vor.

Das vierte und fünfte Glied der Entwickelungsreihe zwischen Urniere und Nachniere würde endlich geliefert werden durch die Urniere und Nachniere der Säuger. Der Verkürzungsprozeß der Urniere hat hier abermals Fortschritte gemacht, die Urniere des Kaninchens, deren Verhältnisse dem Schema der Fig. 254 V zu Grunde liegen, ist kürzer geworden, die Zahl der Segmente, welche Urnierenkanälchen liefern, ist auf 17 herabgesunken, und nachgebildete Urnierenkanälchen kommen nur noch entsprechend den letzten 2 oder 3 Segmenten vor. Infolgedessen ist die Zahl der Urnierenureteren vermindert, es wird gewöhnlich nur noch einer entwickelt, der Nachnierenureter, und nur noch als Varietät (Fig. 254 IV, Mensch) kommt es zur Ausbildung von Urnierenureteren. Die höchste Zahl von Ureteren, welche beim Menschen zur Anlage gelangen, ist wahrscheinlich 3. Von diesen 3 Ureteren entspricht der am weitesten kaudal gelegene dem eigentlichen Nachnierenureter, während die 2 kranial gelegenen den gleichen Wert wie Urnierenureteren besitzen. In der Varietät, daß beim Menschen die Zahl der Nieren verdreifacht werden kann, liegt

die Rekapitulation eines früher bestandenen Zustandes, wo eben nicht nur eine, sondern mehrere Nachnieren entwickelt wurden. Die Rückbildung der Urniere im allgemeinen und die Rückbildung der Urnierenureteren bei Säugern hängen mit der Nichtfunktion der Urniere zusammen, über die wir uns oben eingehend ausgesprochen haben.

Mit diesen 5 Schemata haben wir uns eine phylogenetische Entwickelungsreihe zusammengestellt, welche zeigt, wie ursprünglich in jedem Segment je eine Nachniere gebildet wurde, wie aber allmählich, je höher wir im Wirbeltierstamme steigen, mit der Rückbildung der Urniere den einzelnen Urnierensegmenten — und zwar am kranialen Pol beginnend — die Fähigkeit genommen wird, nachgebildete Urnierenkanälchen in einer solchen Menge zu bilden, daß ihretwegen ein eigener Ureter entwickelt werden muß, bis schließlich bei den Säugetieren diese Fähigkeit nur noch dem letzten oder den letzten Urnierensegmenten bleibt.

Wir haben noch auf einen weiteren Umstand Rücksicht zu nehmen. Wir haben oben, p. 274, festgestellt, daß in den Segmenten 99—100 der Gymnophionenurniere regelmäßig Abweichungen vom Entwickelungsgang, wie er in allen übrigen Segmenten eingehalten wird, eintreten. Diese Segmente sind im Schema der Fig. 254I und II durch die drei letzten Segmente dargestellt worden. In diesen öffnen sich die primären und sekundären Hauptkanälchen nicht getrennt voneinander in den primären Harnleiter, sondern das primäre Hauptkanälchen mündet in den Urnierenureter ein. Brauer (1902), dem ich mich oben angeschlossen habe, hat das so zu erklären versucht, daß in diesen Segmenten der Urnierenureter vor Einmündung des primären Hauptkanälchens in den primären Harnleiter gebildet wurde, und daß das letztere statt in den primären Harnleiter in den Urnierenureter durchgebrochen ist. Wir sehen wenigstens in der Fig. 174, p. 273, in den Segmenten 10—5, sich allmählich die gemeinsame Ausmündung von primären und sekundären Urnierenkanälchen entwickeln, indem erst die beiden Mündungsstellen sich einander nähern, bis sie schließlich zusammenfließen. Wir haben also streng genommen nur bis zum 10. vor der Kloake gelegenen Segment bei den Gymnophionen Urnierensegmente und einzelne Nachnieren auseinanderzuhalten, in den Segmenten 10 bis zur Kloake hätten wir dann eine Reihe von Mischorganen vor uns, welche in ihren Urnierenureteren neben einem Urnierenkanälchen Nachnierenkanälchen aufnehmen. Den gleichen Vorgang, nur in viel verdeckterer Form, sehen wir sich bei Vögeln und Säugern abspielen; beide bilden in den letzten Segmenten den nephrogenen Gewebsstrang aus; während sich in den vorderen Abschnitten der Urniere aus diesem nephrogenen Gewebsstrang Kanälchen ausbilden, welche direkt in den primären Harnleiter ausmünden und damit zu echten Urnierenkanälchen werden, tritt die Kanälchenbildung in den letzten Segmenten verspätet auf, und wenn es ihnen zur Ausbildung von Kanälchen kommt, ist dieser Teil des nephrogenen Gewebsstranges längst durch den auswachsenden Nachnierenureter dorsalwärts und kranialwärts verlagert und so von dem übrigen nephrogenen Gewebsstrang und dem primären Harnleiter abgetrennt worden. Entwickeln sich dann aus diesem Rest des nephrogenen Gewebsstranges, den wir oben als metanephrogenes Gewebe bezeichnet haben, Harnkanälchen, so sind die ersten Kanälchen sicher primären Urnierenkanälchen gleich

zu setzen. Wir hätten theoretisch in der sich entwickelnden Nachniere weder der Vögel noch der Säugetiere eine reine Nierenform vor uns, sondern genau so wie in den hintersten Segmenten der Gymnophionenurniere ein Mischorgan, welches neben Nachnierenkanälchen Urnierenkanälchen enthielte. Unter diesen Umständen gewinnt der Nachweis, daß die Nachniere einzelner Säuger eine Generation größerer Harnkanälchen mit Riesenglomeruli entwickelt (p. 358), welche gleichsam als provisorisches Harnorgan dienen, einen theoretischen Wert, denn es liegt für uns nicht der geringste Hinderungsgrund vor, diese vorübergehenden Harnkanälchen als die wieder zum Vorschein kommenden primären Urnierenkanälchen aufzufassen. Das ursprüngliche Mischorgan stößt also gleichsam die fremden Bestandteile wieder ab, so daß die bleibende Nachniere der Säuger wieder zu einem reinen Organ wird, das nur noch aus Nachnierenkanälchen besteht.

Der Grund, warum auf dem Weg von den Gymnophionen über die Vögel zu den Säugern eine so weitgehende Reduktion und damit Abnahme der Funktionsthätigkeit der Urniere einsetzt, liegt, wie wir schon öfter erwähnt haben, in der Raumbeschränkung durch die Entfaltung des Vorderdarmes und namentlich seiner Drüsen und zweitens in der fortschreitenden Verkürzung der Zahl der Rumpfsegmente; diese Verkürzung erfolgt nicht nur am kranialen, sondern ebenso gut am kaudalen Pol der Urniere, und diese kaudale Verkürzung der Rumpfsegmente betrifft hauptsächlich die ventralen Teile des Segmentes, Leibeshöhle (mit dieser auch den Darm) und Ursegmentstiel. Aus der Ontogenie können wir aber wissen, daß die Verkürzung dieser Teile zu verschiedenen Zeiten eintritt, zuerst wird die Analöffnung kranialwärts verlagert, dann werden die Leibeshöhle und schließlich die Ursegmentstiele zurückgebildet. Aus den kaudal vom Anus gelegenen Ursegmentstielen können sich noch Harnkanälchen entwickeln und als solche sogar dauernd erhalten bleiben; diese Harnkanälchen werden bei der Auswahl des Nachnierenureters aus den vorhandenen Ureteren von Wichtigkeit.

Endlich haben wir noch die Frage zu beantworten, warum gerade der letzte Ureter zum bevorzugten, zum Nachnierenureter wird. Auch diese Antwort können wir aus der Reduktion der Urnieren ableiten, wir haben eben festgestellt, daß hinter der Analöffnung bei vielen Tieren eine größere Anzahl von Harnkanälchen erhalten bleibt, für diese wird der Ureter des letzten Segmentes besonders wertvoll. Wir haben bereits bei den Teleostiern festgestellt, daß für diese retroanalen Kanälchen ein besonderer Ausführungsgang, welchen wir als Ureter bezeichnet haben (p. 216, Fig. 139), gebildet wurde. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei Reptilien, wo gleichfalls hinter der Kloakenmündung des primären Harnleiters noch zahlreiche Kanälchen angelegt werden; wir sehen infolgedessen den Nachnierenureter bei Reptilien, wie das Fig. 199 zeigt, in zwei fast gleich stark entwickelte Schenkel, das kraniale und kaudale Nierenbecken, zerfallen, und zwar reicht der kaudale Schenkel weit über die Kloake schwanzwärts hinaus. Die Entwickelung eines solchen kaudalen Nierenbeckenschenkels läßt sich auch noch in rudimentärer Form bei Vögeln (Fig. 206) und bei den Säugern (Fig. 215, 218 und 220) nachweisen, so daß wir auch hier annehmen müssen, daß dem Nachnierenureter eine bevorzugte Stellung zukam.

Die Tendenz, den retroanalen Harnkanälchen einen Ausführungsgang zu erhalten, verbunden mit der in kraniokaudaler Richtung fortschreitenden Reduktion der Urniere, führten zur Erhaltung des am weitesten kaudal gelegenen Ureters und damit zu seiner Ausbildung zum Nachnierenureter.

Wir können die oben gegebene Zusammenstellung dahin zusammenfassen: die Urniere bildete, um den höheren Ansprüchen gerecht zu werden, nachgebildete Urnierenkanälchen, die Menge derselben nahm so zu, daß für die weiter dorsal gelegenen Kanälchen eigene Ausführungsgänge notwendig wurden. Ursprünglich war die Vermehrung der Urnierenkanälchen eine gleichmäßige, so daß in jedem Segment solche Ausführungskanälchen entwickelt wurden, mit der Abnahme der Ausdehnung der Urniere und mit der Beschränkung der Bildung der nachgebildeten Urnierenkanälchen auf immer weniger Segmente nahm die Zahl der Ausführungsgänge ab, die übrig bleibenden wurden dafür um so reicher ausgestattet. Die Beschränkung ging schließlich so weit, daß nur noch ein Ausführungsgang, der Nachnierenureter, und nur noch in etwa 2 oder 3 Segmenten nachentwickelte Urnierenkanälchen gebildet wurden.

Wir haben deswegen die Bezeichnung „nachgebildete Urnierenkanälchen“ und „Nachnierenkanälchen“, die ontogenetisch dasselbe darstellen, fortan einzuschränken, und unter nachgebildeten Urnierenkanälchen nur solche Kanälchen zu verstehen, welche in den primären Harnleiter münden, und unter Nachnierenkanälchen solche Kanälchen, welche zu einem Ureter — sei es nun Urnieren- oder Nachnierenureter — in Beziehung treten.

33. Vorniere, Urniere, Nachniere.

Wir sind in den Abschnitten 30, 31 und 32 so weit gekommen, daß Vornieren-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen nichts anderes sind als Abkömmlinge ein und desselben Mutterbodens, des Ursegmenstieles. Wir kehren damit zu unserem Ausgangspunkte zurück, wo wir sagten, ein Ursegmentstiel hat die Fähigkeit, alle drei Arten von Kanälchen, Vornien-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen, zu bilden. Faßten wir die Urnierenkanälchen als eine zweite Generation von Harnkanälchen auf, welche auf die Vornierenkanälchen folgten, so haben wir den Nachweis geliefert, daß die Nachnierenkanälchen nichts anderes sind als nachgebildete Urnierenkanälchen, alle drei Kanälchenarten stellen also weiter nichts dar als verschieden alte Generationen des gleichen Mutterbodens. Sie sind also verschieden alte Abkömmlinge eines Ahnenorganes, das entsprechend den vermehrten Ansprüchen eine vermehrte Zahl von Harnkanälchen in jedem Segment entwickelte; sie sind aber nicht so zu erklären, daß sich das Ahnenorgan in drei hintereinander gelegene Teile spaltete, von denen der vordere zur Vorniere, der mittlere zur Urniere und der hintere zur Nachniere wurde: das Ahnenorgan konnte in seiner ganzen Länge Vornieren-, Urnieren- und Nachnierenkanälchen entwickeln.

Entwickelung der Harnblase und der Harnröhre.

Allgemeines und Nomenklatur.

Die Harnblase ist ein physiologisch-morphologischer Begriff, unter ihm sind Organe zu einer Gruppe vereinigt, welche eine völlig verschiedene Entwickelung haben und die zum Teil phylogenetisch nicht voneinander ableitbar sind. Wir haben zunächst zu unterscheiden zwischen entodermaler und mesodermaler Blase. Unter ersterem Namen vereinigen wir drei Formen, welch alle drei das gemeinsam haben, daß sie aus dem Entoderm, wenn auch an verschiedenen Stellen, hervorgehen. Unter dem zweiten Namen haben wir eine Form der Harnblase, welche eigentlich nicht zu den echten Harnblasen gerechnet werden darf; sie entsteht dadurch, daß rechter und linker primärer Harnleiter sich zu einem unpaaren Gange vereinigen und daß dieser unpaare Gang durch Erweiterung eine Art von selbständiger Blase bilden kann, welcher bei manchen Wirbeltieren als einzige Harnblase funktioniert. Bei den entodermalen Blasen haben wir wieder zwei Formen zu trennen, erstens die allantoidogene und zweitens die kloakogene; die allantoidogene Harnblase entsteht als eine Erweiterung des Allantoisstieles, die kloakogene Harnblase kann entstehen aus einer dorsalen Ausstülpung der Kloake, dorsale kloakogene Harnblase, oder aus einer ventralen Ausstülpung, ventrale kloakogene Harnblase. Die Harnröhren entstehen aus dem gleichen Boden wie die Harnblasen, wir können also auch bei ihnen dieselben Formen unterscheiden.

Entwickelung von Harnblase und Harnröhre der Teleostier.

Die Harnblase der Teleostier ist, wenn wir unsere Nomenklatur anwenden, ein zusammengesetztes Gebilde. Sie ist zunächst nur eine kloakogene, und zwar eine dorsale kloakogene, später aber gesellt sich ihr ein vorderer Abschnitt hinzu, welcher durch Vereinigung der beiden primären Harnleiter entsteht, also mesodermalen Ursprungs ist.

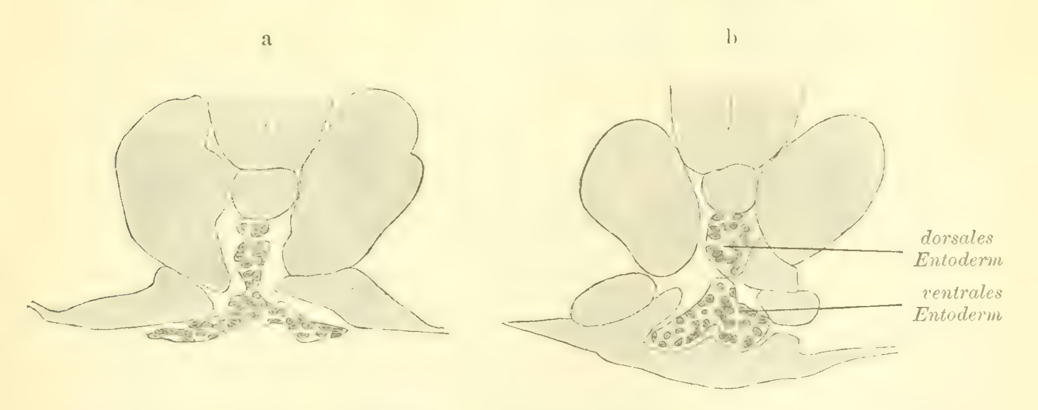


Fig. 255a und b. Schnitte durch einen Lachsembryo vom 26. Tage der Entwickelung kurz vor dem zukünftigen After, zur Demonstration der Zweiteilung des Entoderms. Der Schnitt b liegt 150 μ hinter dem Schnitt a.

Die Entwickelung der Harnblase setzt die Kenntnis der Entwickelung des hinteren Darmabschnittes voraus. Der Darm gabelt sich bei Lachsembryonen des 25. und Forellenembryonen des 35. Tages

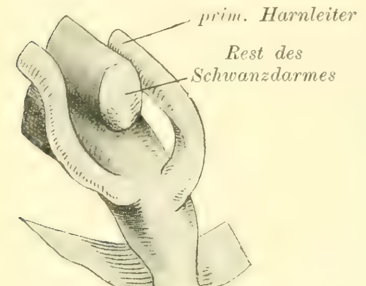


Fig. 256. Modell des Enddarmes und der Kloake eines Lachsembryo vom 31. Tage der Entwickelung. Der dorsale Darm ist durch Rückbildung seines Mittelstückes in zwei Abschnitte zerlegt worden: in einen kranialen, in der Figur als Rest des Schwanzdarmes bezeichnet, und in einen kaudalen, in der Figur nicht dargestellt. Der ventrale Darm ist nach außen durchgebrochen und hat so den primären After gebildet. Die beiden primären Harnleiter legen sich von rechts und links der Seitenfläche des ventralen Darmes an und eröffnen sich in ihn.

in seinem hinteren Abschnitt ca. 4 Segmente vor dem späteren After in zwei übereinander gelegene Teile, das dorsale und das ventrale Entoderm (Fig. 255 a, b). Das dorsale Entoderm geht in den Schwanzdarm über, bildet dann die Kupffer'sche Blase und endigt in der sog. Schwanzknospe, in welche außerdem Medullarrohr und Chorda übergehen; das ventrale Entoderm ist kürzer, nur 4 kraniokaudale Segmentdurchmesser lang, bricht durch das Ektoderm durch und bildet den primären After. Während die beiden primären Harnleiter ihre Einmündung in die Kloake erwerben, unterliegt ein Teil des dorsalen Darmes einer Rückbildung und infolge derselben der ganze dorsale Darm einer Zweiteilung in einen kranialen Abschnitt, der wie ein kurzer Stummel dem ventralen Darm aufsitzt, und in einen kaudalen Abschnitt, der uns hier nichts weiter angeht (Fig. 256). Die beiden primären Harnleiter legen sich jeder auf seiner Seite der dorsolateralen Wand des ventralen Darmes an und münden in ihn; dadurch wird das Endstück des ventralen Darmes zwischen Einbruchsstelle und dem primären Anus zur Kloake (Fig. 256). Die dorsale Kloakenwand wird nach Einmündung der primären Harnleiter durch zirkumskripte Erweiterung in ein Divertikel ausgestülpt, und in dieses Divertikel münden die beiden primären Harnleiter (Fig. 257 a, b). Im weiteren Verlauf der

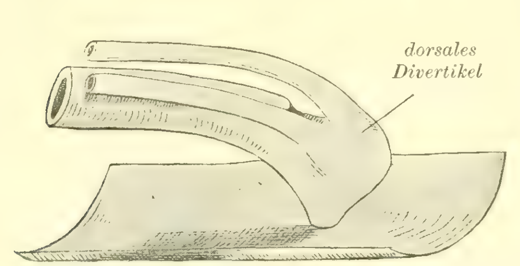


Fig. 257a. Modell des Enddarmes und der Kloake eines Lachsembryo von 35 Tagen.

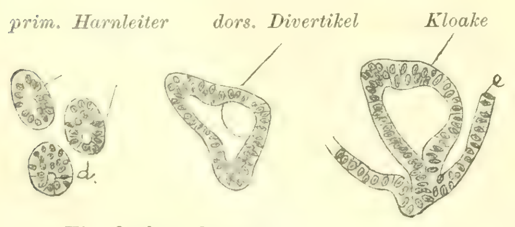


Fig. 257b. Querschnitt des Enddarmes und der Kloake eines Forellenembryo vom 45. Tage.

Entwickelung beginnt sich die Kloake von der Stelle der Erweiterung aus durch eine Art von Septum urorectale zweizuteilen; das Septum entsteht durch zwei an rechter und linker Wand der Kloake auftretende Falten, die aufeinander zuwachsen und sich vereinigen. Die Teilung der Kloake, welche ein dorsales und ventrales Stück trennt, kann

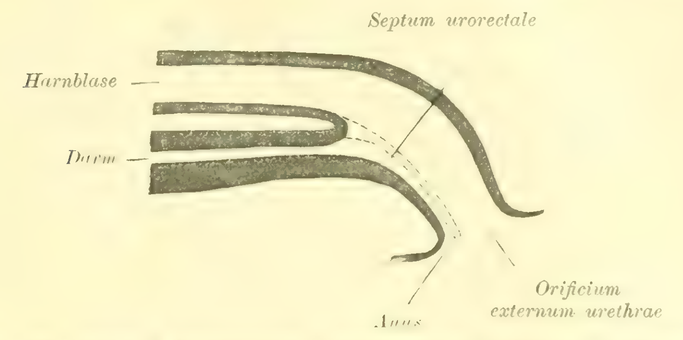


Fig. 258. Schema der Trennung der Kloake in Harnblase und Rectum.

verschieden verlaufen, sie kann einmal so erfolgen, daß die ganze Kloake von der Bildung des Divertikels an bis zum Anus und mit diesem in zwei Teile zerlegt wird, wobei der Blasenanteil stets der größere ist (Fig. 258); meist vollzieht sich aber die Teilung nur im vorderen Abschnitt der Kloake, der hintere bleibt ungeteilt, indem der ventrale Abschnitt der Kloake, welcher das Rectum liefert, vollständig von der Kloake abgelöst wird und eine Zeitlang blind endigt (Fig. 529). Die Harnblase entsteht also aus zwei Teilen, einem vorderen Teil, welcher aus dem dorsalen Abschnitt der vorderen Kloake, und einem

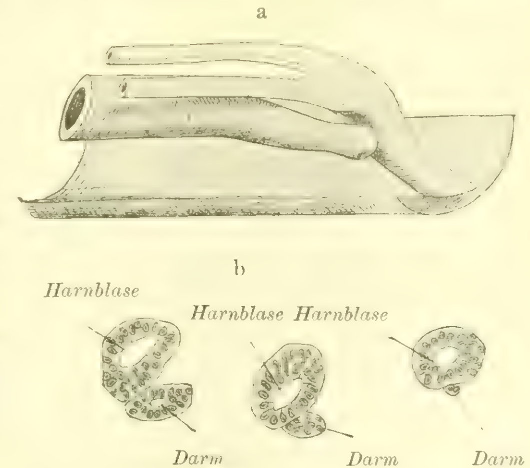


Fig. 259a. Modell der Harnblase und des Rectum eines Forellenembryo vom 51. Tage der Entwickelung. Das Rectum hat sich vollständig von der Kloake abgeschnürt und endet an deren linken Seite blind; der distale Abschnitt der Kloake wird zum distalen Abschnitt der Harnblase und zur Harnröhre.

Fig. 259b. Die zum Modell gehörenden Querschnitte. Alle drei Schnitte liegen unmittelbar hintereinander.

hinteren Teil, welcher aus der ganzen hinteren Kloake seinen Ursprung nimmt; der ehemalige primäre After wird damit zum Orificium externum der Harnblase resp. der Harnröhre. Die anfangs enge Blase erweitert sich später mächtig und wächst nach vorn, dem hinteren Abschnitt der primären Harnleiter parallel verlaufend, aus; das Wachs-

tum wird schließlich so mächtig, daß die beiden primären Harnleiter, welche an ihrer Austrittsstelle aus der Nierenmasse fixiert sind, kranialwärts ein großes Stück mitgezogen werden, so daß dieselben nach ihrer Austrittsstelle aus der Niere umbiegen und kranial verlaufen, dann ein zweites Mal umbiegen und wieder ein Stück kaudal verlaufen, bevor sie in die Harnblase münden; diese S-förmigen Abschnitte der beiden primären Harnleiter vereinigen sich gewöhnlich untereinander zur Bildung eines unpaaren Stückes, das wäre die mesodermale Blase, welche natürlich entwickelungsgeschichtlich etwas ganz anderes ist als die eigentliche Harnblase. Es besteht also die Harnblase aus drei Abschnitten, einem proximalen, in dessen kaudalen Pol die beiden primären Harnleiter eintreten, aus diesem kämen wir dann in den mittleren und den distalen Abschnitt der Harnblase, welche beide ventral vom proximalen Abschnitt liegen, der mittlere Abschnitt geht aus der dorsalen Hälfte der vorderen Kloake, der distale Abschnitt aus der ganzen hinteren Kloake hervor.

Das Endstück der Harnblase, welches unmittelbar über dem Orificium externum liegt, macht die Erweiterung der übrigen Abschnitte nicht mit, bleibt eng und wird zur Harnröhre.

Aus dem anliegenden Mesoderm entwickelt sich sowohl für Harnblase wie Harnröhre eine Muscularis.

Harnblase und Harnröhre der Ganoiden.

Auch die Harnblase der Ganoiden hat einen doppelten Ursprung. Ein proximaler Abschnitt entsteht durch Vereinigung der kaudalen Enden der beiden primären Harnleiter, wäre also eine mesodermale Blase, der distale Abschnitt geht aus der gesamten Kloake hervor, wäre also eine kloakogene Blase.

Die Bildung der Harnblase erfolgt bei Amia calva und Lepidosteus osseus völlig gleich. Die beiden primären Harnleiter hatten wir in ihrer Entwickelung bis zum Durchbruch in die Kloake verfolgt; ihre Einmündung in dieselbe erfolgt getrennt. Die Kloake kann bereits zu dieser Zeit nach außen durchgebrochen sein, ihre Mündung liegt aber nicht in der Mittellinie auf der Kante des ventralen Flossensaumes, sondern auf der rechten Seite desselben. Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen bei Amia, bei Lepidosteus um ein weniges später, beginnt sich das Endstück des Darmes kurz vor der Kloake zurückzubilden. Die Darmwände fallen zusammen, die Darmlichtung verschwindet, statt der hohen cylindrischen bekommen wir runde, regellos durcheinander gelagerte Zellen; der Querschnitt des Darmes nimmt infolgedessen bedeutend ab und stellt bei manchen Exemplaren von Lepidosteus nur noch einen kleinen und vollständig soliden Stab dar, welcher mit der Kloake an ihrer vorderen und ventralen Seite zusammenhängt. Die Kloake selbst erweitert sich in dieser Zeit und erscheint wie durch den Zusammentritt der beiden primären Harnleiter entstanden. In Wirklichkeit geht sie in ihrer Totalität in die Harnblase über. So ist die Harnblase der Ganoiden wie die der Teleostier in ihrer ersten Anlage eine rein entodermale Bildung, und zwar können wir hier weder von einer ventralen noch von einer dorsalen kloakogenen Anlage sprechen, da die ganze Kloake zur Harnblase wird. Später wird dieser kloakogenen Blase eine mesodermale angefügt, indem die di-

stalen Abschnitte der beiden primären Harnleiter sich zu einem etwas erweiterten unpaaren Gange vereinigen, der sich meist durch eine Einschnürung von der entodermalen Blase absetzt. Diese mesodermale Blase läßt auch noch im erwachsenen Tier ihre Abstammung von den primären Harnleitern erkennen, weil sie Urnierenkanälchen in sich aufnehmen kann.

Die anfangs auf der rechten Seite gelegene Mündung der Harnblase, welche auch JUNGERSEN (1894) schon gesehen hat, verschiebt sich später bis zur Mittellinie.

Durch Erweiterung der vorderen zwei Drittel der Kloake wird eine Zweiteilung herbeigeführt, die erweiterten Abschnitte bleiben Blase, das nicht erweiterte hintere Drittel wird zur Harnröhre, der ehemalige Anus zum Orificium externum urethrae. Der Enddarm gewinnt später einen neuen sekundären Anus, indem sein blindes Ende in der ventralen Mittellinie nach außen durchbricht.

Harnblase und Harnröhre der Selachier.

Die Harnblase der Selachier ist lediglich eine mesodermale. Sie entsteht also nur durch die Vereinigung der distalen Abschnitte der beiden primären Harnleiter. Beim Männchen entsteht auf diese Weise der Sinus urogenitalis SEMPER's, welcher auf einer ziemlich weit in die dorsale Wand der Kloake vorspringenden Papille (Penispapille, SEMPER 1875) mündet. Infolge Vereinigung der beiden primären Harnleiter zur Blase müssen die Nebenharnleiter der hintersten Segmente in diese münden, so daß beim erwachsenen Tier die Ductus deferentes (die ehemaligen Urnierengänge) und die Nebenharnleiter scheinbar getrennt in die Blase ausmünden. Beim Weibchen vereinigen sich die letzten Abschnitte der beiden primären Harnleiter gleichfalls, der unpaare Abschnitt wird aber nicht erweitert, so daß wir eigentlich hier nicht von einer mesodermalen Harnblase sprechen können.

Harnblasenentwickelung der Petromyzonten.

Die Harnblase der Petromyzonten scheint gleichfalls gemischten Ursprungs zu sein, indem sie in ihrem proximalen Abschnitt als mesodermale Harnblase, in ihrem distalen als dorsale kloakogene Blase entsteht. Nach EWART (1876) vereinigen sich die beiden primären Harnleiter vor ihrer Einmündung in die Kloake, damit hätten wir eine mesodermale Blase gegeben, dann schnürt sich der dorsale Teil der Kloake, welcher die Einmündung der mesodermalen Harnblase enthält, ab und gewinnt eine selbständige Oeffnung nach außen, das wäre dann die dorsale kloakogene Blase.

Die Harnblase der Dipnoer.

Ueber die Entwickelung der Harnblase der Dipnoer ist mir nichts bekannt. In KERR (1900) findet sich die Angabe, daß sich bei Lepidosiren zur Zeit des Ausschlüpfens die Kloake schließt und während der 2 ersten Wochen des Larvenlebens geschlossen bleibt. Darm und Harnleiter gewinnen dann aufs neue und dieses Mal die definitive

Oeffnung nach außen. Ayers (1885) giebt an, daß die Harnblase eine Ausstülpung der dorsalen Kloakenwand ist.

Harnblase der Amphibien.

Ich zitiere hier ausschließlich nach den Angaben Field's (1894a, b, c). Die Harnblase der Amphibien ist als eine ventrale kloakogene

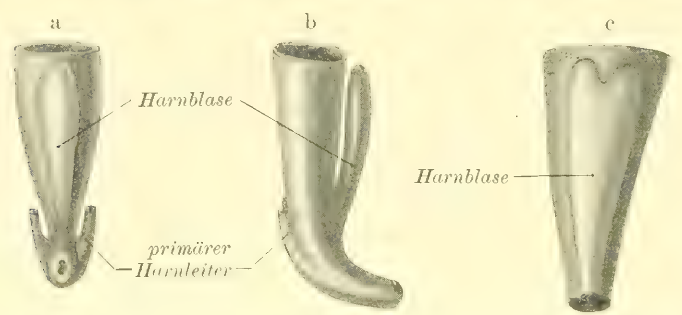


Fig. 260a, b, c. a ventrale Ansicht eines Modelles der Harnblase und des Mastdarmes einer 25 mm langen Larve von Salamandra atra. b laterale Ansicht des gleichen Modelles. c ventrale Ansicht der Harnblase und des Mastdarmes einer 29 mm langen Larve von Salamandra atra. Sämtliche Figuren nach Field (1894). Vergr. 25:1.

Fig. 261. Fig. 262.

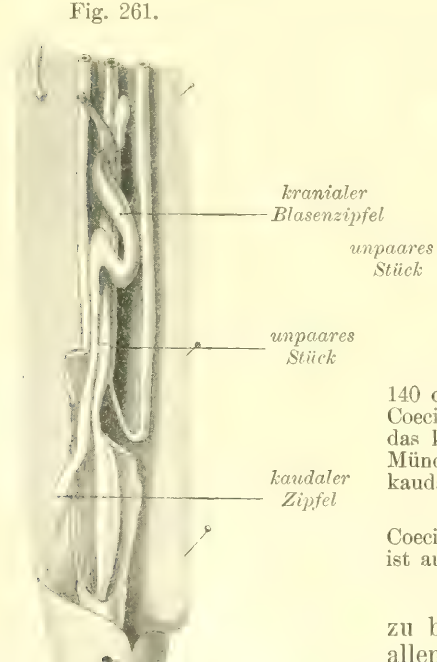


Fig. 261. Kaudales Körperende eines 140 cm langen männlichen Exemplares von Coecilia sp. Nach Field (1894). Man sieht das kurze unpaare Stück der Harnblase mit Mündung in die Kloake, den kranialen und kaudalen Zipfel der Harnblase.

Fig. 262. Kaudales Körperende von Coecilia annulata. Der kaudale Blasenzipfel ist auf ein Minimum reduziert.

zu bezeichnen. Die erste Anlage ist allen Arten gemeinsam, sie bildet eine kranialwärts gerichtete unpaare Wucherung der ventralen Kloakenwand, da, wo diese umbiegt, um die Kloakenöffnung zu erreichen (Fig. 260a, b). Die Anlagestelle befindet sich damit an der Grenze

zwischen Entoderm und Ektoderm, und da zur Zeit der Blasenentwickelung die histologische Differenzierung des Zellenmaterials beider Keimblätter nicht mehr möglich ist, muß die Frage, welches der beiden Keimblätter diese Knospe bildet, unentschieden bleiben. Die ersten Spuren der Anlage erscheinen bei Tritonlarven von 12 mm Länge, bei 13 mm langen Larven hat die Blasenanlage schon eine Länge von 0,2 mm erreicht, ist hohl geworden und stellt somit ein kranialwärts blindgeschlossenes Röhrchen dar. Dieses blindgeschlossene Röhrchen bildet die Grundform, von welcher aus sich 5 specielle Formen entwickeln. Erstens die einfache röhrenförmige Blase, wie wir sie bei Proteus, Siren und Amphiuma finden, deren Entwickelung zwar unbekannt ist, die aber wahrscheinlich durch einfache Verlängerung der Grundform entsteht. Zweitens die ungeteilte sackförmige Blase von Amblystoma, drittens die distalwärts in zwei Zipfel gespaltene Blase von Triton, Salamandra, Rana und Bufo (Fig. 260 e), viertens die paarige Harnblase mit unpaarer gemeinsamer Ausmündung von Alytes und Bombinator, fünftens die unpaarige, zweizipflige Blase der Gymnophionen (Fig. 261), bei denen der eine Zipfel kranialwärts, der andere kaudalwärts von der gemeinsamen Ausmündungsstelle aus gerichtet ist (Coecilia lumbricoides); bei anderen Gymnophionen ist der kaudale Zipfel häufig im erwachsenen Tier stark reduziert, in der Entwickelung aber viel länger vorhanden (Ichthyophis glutinosus, Fig. 262).

Harnblase der Reptilien.

Bei den Reptilien kommen sämtliche 4 Formen der Harnblase zur Beobachtung, die allantoidogene und dorsale kloakogene deutlich, die ventrale kloakogene wenigstens in den ersten Andeutungen und die mesodermale insofern, als der Abschnitt des primären Harnleiters von der Kloakenmündung bis zur Einmündung des Nachnierenureters zur Bildung der Harnblasenwand verwendet wird.



Fig. 263. Längsschnitt durch die Kloake eines kleinen Embryo von Platydactylus guttatus. Vergr. ca. 15:1. Nach Unterhössel (1902). Die Einmündungsstelle des primären Harnleiters ist erweitert, Bildung der paarigen Zipfel der dorsalen kloakogenen Blase.

Eine dorsale kloakogene Harnblase entwickeln die Echsen und die Schlangen, eine vorübergehende Andeutung einer solchen findet sich auch bei den Schildkröten. Bei Echsen und Schlangen münden, wie wir oben festgestellt haben, Ureter und primärer Harnleiter jederseits vereint in die dorsolaterale Wand der Kloake. An der Einmündungsstelle bildet bei einem sehr jungen Embryo von Platydactylus guttatus (UNTERHÖSSEL 1902) die dorsale Kloakenwand jederseits eine schwache Ausbuchtung (Fig. 263), bei einem älteren Embryo von 5,4 cm Schnauzen-Schwanzspitzenlänge ist statt dieser

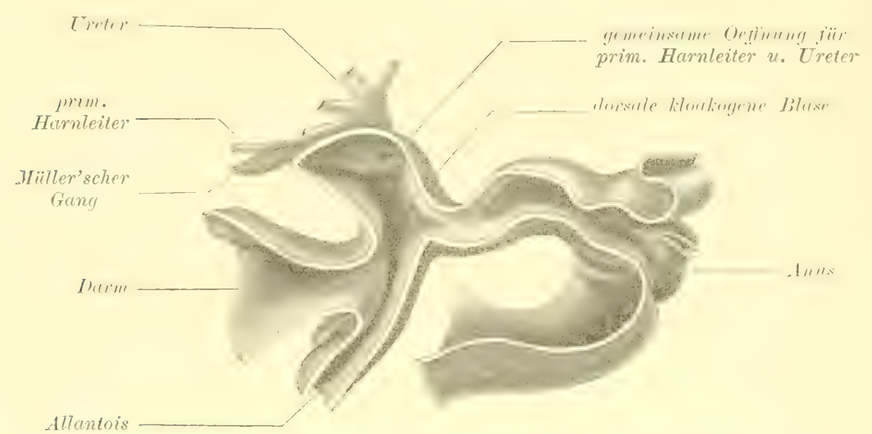


Fig. 264. Längsschnitt durch die Kloake von Platydactylus guttatus, Embryo von 5,4 cm Schnauze-Schwanzspitzenlänge. Nach einem Rekonstruktionsmodell von UNTERHÖSSEL (1902). Vergr. ca. 37:1. Die Kloake hat an ihrer dorsalen Seite zur Aufnahme von Ureter und primärem Harnleiter eine unpaare, an ihrem Ende in zwei Zipfel ausgezogene Tasche, die dorsale kloakogene Blase, gebildet.

paarigen Ausbuchtung eine unpaare gleich gerichtete und mächtig entwickelte Tasche vorhanden, sie ist an ihrem Grund in zwei Zipfel ausgezogen, welche an ihrer Spitze den MÜLLER'schen Gang und die vereinigten Harnleiter (primären und sekundären) aufnehmen (Fig. 264): die beiden Zipfel entsprechen der ursprünglich paarigen Ausbuchtung. Die gleichen Verhältnisse zeigen verschieden alte Embryonen von Tropidonotus natrix (GADOW 1887, UNTERHÖSSEL 1902). Bei älteren Embryonen von Emys lutaria taurica münden die primären Harnleiter in kleine lateral gelegene Urogenitaltaschen der Kloake ein (HELLMUTH 1902). Diese Taschen sind als Ausstülpungen der Kloake aufzufassen und können wohl trotz ihrer veränderten Lage als Homologa der ursprünglich paarigen Ausstülpung der Kloakenwand bei Schlangen und Echsen aufgefaßt werden. In dieser eben beschriebenen Ausstülpung der dorsalen Kloakenwand sehe ich die dorsale kloakogene Harnblase der Reptilien.

Die meisten Saurier und die Schildkröten bilden eine allantoidogene Harnblase durch einfache Erweiterung des Allantoisstieles. Ob bei den Reptilien, welche keine solche Harnblase in ausgewachsenem Zustand besitzen (einige Saurier, Krokodile, Schlangen), eine solche während einer bestimmten Entwickelungszeit vorhanden ist und dann zurückgebildet wird, ist noch nicht untersucht worden; doch scheint nach

einigen bekannten Entwickelungsstadien, wenigstens bei Krokodilen (RATHKE 1866) der Allantoisstiel, ohne eine Harnblase zu bilden, resorbiert zu werden. Unter den Sauriern fehlt eine solche Blase Amphisbänen und Monitoren (GEGENBAUR 1901).

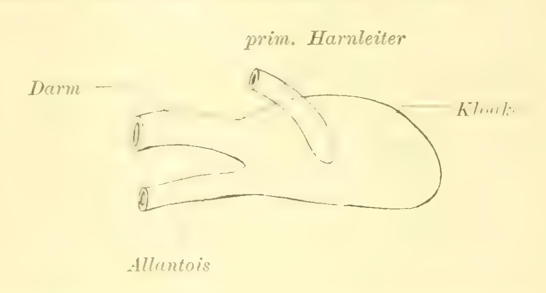


Fig. 265. Seitenansicht der Kloake eines ganz jungen Embryo von Emys lutaria. Vergr. ca. 36:1. Nach HELLMUTH (1902). Der primäre Harnleiter mündet in die Kloake.

Die meisten Saurier besitzen demnach eine doppelte Harnblase, eine dorsale kloakogene und eine allantoidogene, doch ist erstere gegenüber der Entwickelung der dorsalen Harnblase anderer Tiere als rudimentär zu bezeichnen.

Die Chelonier und Krokodile besitzen besondere Formen von Harnblasen. Sie entwickeln einmal allantoidogene Harnblasen und an diese

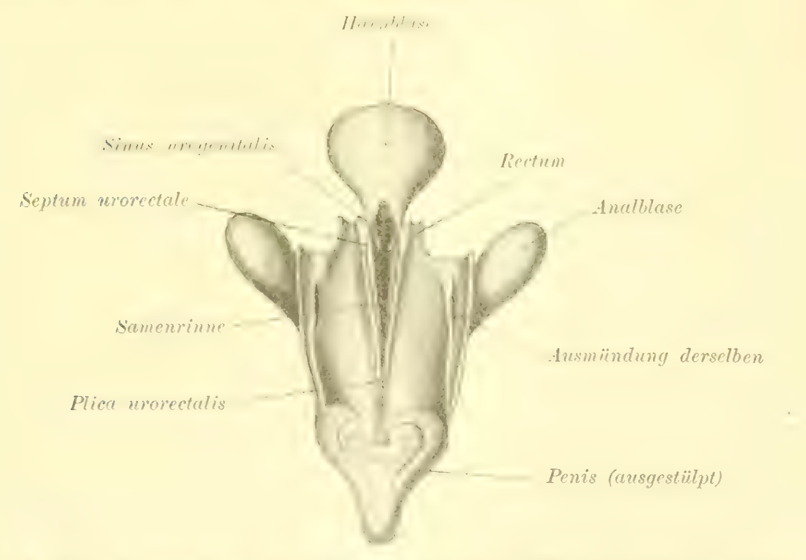


Fig. 266. Kloake einer männlichen ausgewachsenen Emys lutaria, von hinten eröffnet. Der Schnitt geht durch die dorsale Wand von Rectum und Kloake, dann durch die ventrale Wand des Rectum und die dorsale Wand des Sinus urogenitalis. Nach F. v. MÖLLER (1899). Von der Mündung des Sinus urogenitalis in die Kloake erstreckt sich entlang der ventralen Kloakenwand eine Rinne (Samenrinne), welche durch zwei vorspringende Falten (plicae urorectales) aktiv gegen die übrige Kloake abgeschlossen werden kann (unvollständig abgetrennter Sinus urogenitalis).

anschließend eine ventrale kloakogene. Letztere müssen wir deswegen annehmen, weil in beiden Geschlechtern von Emys lutaria (v. MÖLLER 1899), von männlicher Chelonia midas (v. MÖLLER 1899), bei männlicher Testudo graeca (v. MÖLLER 1899, HOFFMANN 1879—1890) die

Genitalgänge und Harnleiter in den Allantoisstiel einmünden; da bei Embryonen die primären Harnleiter in die Kloake münden (Fig. 265), so können diese Mündungen im erwachsenen Tier nur durch eine teilweise Teilung der Kloake im Rectum und Sinus urogenitalis entstanden sein; wir hätten es also hier mit der Bildung eines echten Sinus urogenitalis zu thun, welcher vollständig homolog ist dem Sinus urogenitalis der Säuger. Diese Zweiteilung der Kloake betrifft aber nur den kranialen Abschnitt (Fig. 266), da die Kommunikation des Sinus urogenitalis mit der übrigen Kloake dicht kaudal von den Mündungen der Harnleiter zu liegen kommt; die Zweiteilung wird auch weiterhin angedeutet durch zwei ventrolaterale Längsfalten, welche

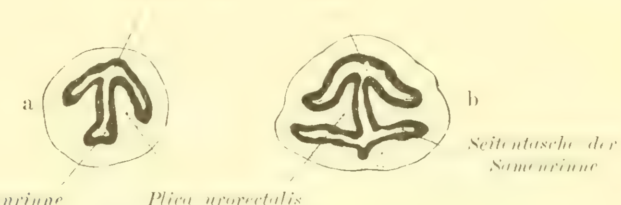


Fig. 267a und b. 2 Querschnitte durch die Kloake eines Embryo von Emys lutaria. Nach HELLMUTH (1902). Vergr. ca. 35:1. Anlage der Plicae urorectales und der Samenrinne.

in das Innere des übrigen Kloakenteiles vorspringen und eine unvollkommene Teilung desselben in Rectum und Sinus urogenitalis (Samenrinne) bewirken (Fig. 266 u. 267); diese Trennung kann das lebende Tier durch aktiven Zusammenschluß der Faltenkuppen zu einer vollständigen machen (GADOW 1887, HELLMUTH 1902). Mit der Ausbildung eines solchen Sinus urogenitalis bei den genannten Tieren hätten wir eine Uebergangsform zu den Verhältnissen der Säuger gefunden, deren unterste Ordnung, die Monotremen, die gleiche Entwickelungsstufe zeigen. Mit der Zweiteilung der Kloake der Schildkröten hängt es zusammen, daß bei diesen die primären Harnleiter nicht in die dorsale Wand der Kloake, sondern in die ventrolaterale einmünden. Die erwachsene Harnblase der Schildkröten besteht also aus zwei Teilen, aus einem kranialen, welcher aus dem Allantoisstiel, und einem kaudalen, welcher durch teilweise Aufteilung der Kloakenwand gebildet wird. Endlich beschreibt SZAKALL (1899) bei Krokodilen, die weder eine rudimentäre dorsale, noch eine allantoidogene Harnblase besitzen, an der ventralen Wand der Kloake eine Ausstülpung, die bei jüngeren Exemplaren 0,2 cm, bei älteren 0,7—0,9 cm tief ist und welche er ihrer Lage nach und auf Grund der mikroskopischen Untersuchung als rudimentäre Harnblase bezeichnet. Damit hätten wir eine etwas andere Form einer ventralen kloakogenen Harnblase, sie entsteht nicht durch Aufteilung der Kloake, sondern durch Ausstülpung der ventralen Kloakenwand wie bei den Amphibien. Bemerkenswert dabei ist, daß bei diesen Krokodilen, es handelt sich um Alligator mississipiensis, die Harnleiter wie bei den übrigen Reptilien an der dorsalen Wand der Kloake, gegenüber der ventralen Blasenausstülpung einmünden. Dieser Umstand macht die Deutung der Ausstülpung als Harnblase etwas zweifelhaft.

Harnblase der Vögel.

Die Vögel besitzen im erwachsenen Zustand keine Harnblase. Sie entwickeln aber vorübergehend eine allantoidogene durch Erweiterung des Allantoisstieles.

Harnblase der Säugetiere.

Die Harnblase der Säugetiere ist in ihrem überwiegenden Teil entodermalen Ursprungs, und zwar entsteht sie durch eine Aufteilung der Kloake in ein ventrales und ein dorsales Rohr, diesen Teil der Harnblase können wir als ventrale kloakogene Blase bezeichnen; ein kleiner Teil der Blase entsteht durch Aufnahme des untersten Abschnittes der beiden primären Harnleiter in die Blasenwand, das wäre nach unserer Nomenklatur der mesodermale Anteil; ob auch Teile der Allantois sich am Aufbau der Blase beteiligen, ist ungewiß; wenn sie es thun, so bilden sie wahrscheinlich nur den Scheitel der Blase.

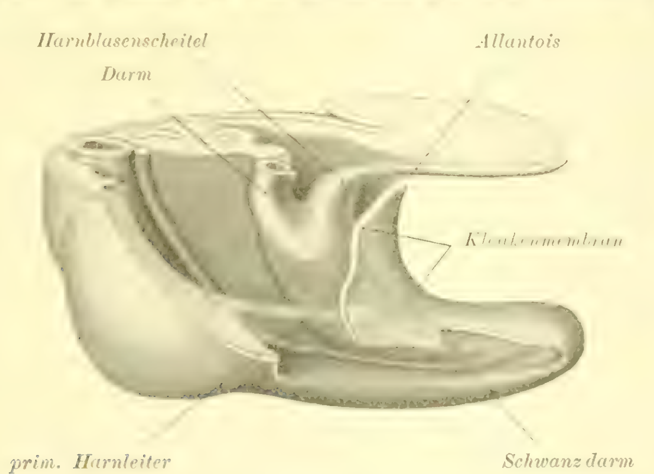


Fig. 268. Modell des Beckenendes eines menschlichen Embryo von 4,2 mm größter Länge. Nach KEIBEL (1896). Vergr. ca. 20:1. Der primäre Harnleiter mündet in die kaudale Hälfte der Kloake, seine Mündung kommt ungefähr in gleiche Höhe mit dem unteren Umfang der Kloakenmembran zu liegen.

Harnblase und eigentliche Harnröhre gehen aus der gleichen Anlage hervor und sind am Beginn der Entwickelung nicht voneinander zu trennen, wir müssen deswegen von einer gemeinsamen Harnblasen-Harnröhrenanlage sprechen.

Wir gehen bei unserer Schilderung zurück zu dem bereits besprochenen Stadium, auf welchem die beiden primären Harnleiter eben die Kloakenwand erreicht haben. Mit der Einmündungsstelle derselben ist die untere Grenze der Harnblasen-Harnröhrenanlage, der Uebergang in den Sinus urogenitalis bestimmt. Ueber den genauen Zeitpunkt, zu welchem der primäre Harnleiter seine Ausmündung in die Kloake gewinnt, habe ich bereits auf p. 201 Detailangaben gemacht. An dieser Stelle genügt es, festzustellen, daß bei allen untersuchten Säugern die Mündung in die Kloake und nicht etwa, wie das früher behauptet wurde, in den Allantoisstiel erfolgt. Beim Menschen findet

der Durchbruch in die Kloake auffallend weit kaudal und ventral statt (Fig. 268), so daß die Mündungsstelle dicht neben den kaudalen Umfang der Kloakenmembran zu liegen kommt; ihre spätere dorsale Lage zur Harnblasen-Harnröhrenanlage können wir wohl nur durch die An-

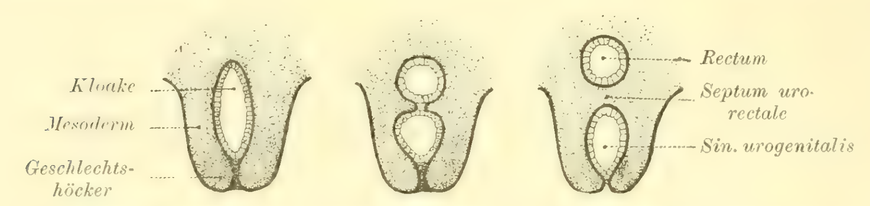


Fig. 269. Trennung der Kloake in Rectum und Harnblasen-Harnröhrenanlage durch die Plicae urorectales bei einem Säugetier. Aus KOLLMANN, Lehrb. d. Entwickelungsgesch. d. Menschen.

nahme erklären, daß die Wandstrecke der Kloakenwand zwischen der Mündung des primären Harnleiters und dem lateralen Umfang der Kloakenmembran stärker als ihre Umgebung wächst und so die Mündung dorsalwärts verlagert.

Die Harnblasen-Harnröhrenanlage geht zum größten Teil, wenn nicht vollständig aus einer Aufteilung der Kloake hervor (LIEBERKÜHN 1882, KEIBEL 1888). Von der rechten und der linken Seitenwand der Kloake erheben sich Längsfalten, Urorectalfalten (RETTERER 1890, Fig. 269), wachsen einander kulissenartig entgegen und verschmelzen miteinander in der Mittellinie (RETTERER 1890). Da beide Urorectalfalten sich allmählich in kranio-kaudaler Richtung entwickeln und ebenso allmählich in gleicher Richtung miteinander verschmelzen, da ferner die Vereinigung der beiden Falten in der Mittellinie ohne Naht erfolgt, erhält man am Modell den Eindruck eines in frontaler Richtung gestellten und allmählich gegen die Kloakenwand herabtretenden Septums (Septum urorectale). Aus diesem Umstand erklärt sich der Widerspruch zwischen RETTERER (1890) und TOURNEUX (1894). TOURNEUX betont mehr das frontale Septum, RETTERER mehr seine Verschmelzung aus zwei lateralen Falten. Ich habe in den Figg. 268, 270 und 271, welche sämtlich der KEIBEL'schen Arbeit (1896) entnommen sind, die einzelnen Etappen des Aufteilungsprozesses wiedergegeben. Fig. 268 zeigt die Kloake so gut wie ungespalten, nur am kranialen Ende ist bereits der Blasenscheitel ausgebildet. Ob derselbe durch Erweiterung des unteren Allantoisabschnittes oder durch die bereits ein Stück weit fortgeschrittene Zweiteilung der Kloake gebildet wurde, ist mit Sicherheit nicht festzustellen. Der Beginn der Aufteilung der Kloake variiert sehr stark und ist sicher beobachtet worden, bevor der primäre Harnleiter seine Verbindung mit der Kloakenwand gewinnt. BROMAN (1902) fand den Beginn der Teilung schon bei menschlichen Embryonen von 3 mm größter Länge, während KEIBEL (1896) bei menschlichen Embryonen von 3,2 mm Länge noch keine Spur der Aufteilung nachweisen konnte. Wie auch eine spätere Entscheidung ausfallen mag, so ist doch, wie aus der Fig. 268 hervorgeht, der mögliche Anteil der Allantois am Aufbau der Harnblasenwand ein ganz geringer und beschränkt sich

auf den Scheitel der Blase und seiner nächsten Umgebung. Bei anderen Säugetieren, z. B. Kaninchen (KEIBEL 1891), ist der mögliche Anteil der Allantois am Aufbau der Harnblase eventuell größer als beim Menschen. In Fig. 270 ist die Aufteilung bereits so weit fortgeschritten, daß die Mündung des primären Harnleiters hoch über dem spitzen Ende des Septum urorectale liegt. In Fig. 271 hat das Septum die Kloakenmembran erreicht, und die Aufteilung der Kloake ist damit vollendet. Auf diese Weise wird die Kloake in zwei anfangs nicht ganz gleich große Teile (der ventrale Teil ist der größere) zerlegt: der hintere Abschnitt wird zum Mastdarm, der vordere, oberhalb der Mündung des primären Harnleiters zur Harnblasen-Harnröhrenanlage, unterhalb dieser Mündung zum Sinus urogenitalis.



Fig. 270. Beckenende eines menschlichen Embryo von 11,5 mm Länge ($4^1/_2$ Wochen). Vergr. 40:1. Nach KEIBEL (1896). Aus KOLLMANN, Lehrb. d. Entwickelungsgesch. d. Menschen. — Das Becken ist sagittal halbiert gedacht, Kloake, Allantois, Darm und Harnleiter sind vollständig dargestellt. Durch das Septum urorectale ist die kraniale Hälfte der Kloake in Harnblasen-Harnröhrenanlage und Sinus urogenitalis einerseits, Rectum andererseits aufgeteilt; das Septum urorectale ist durch * bezeichnet.

Die künftige Aufteilung der Kloake macht sich schon frühzeitig durch histologische Unterschiede zwischen dorsalem und ventralem Kloakenabschnitt geltend, das Epithel des dorsalen Abschnittes bleibt hoch zylindrisch, das des ventralen (Blasen-)Abschnittes flacht sich ab.

Was die genaueren Daten für den Menschen anbetrifft, so stelle ich nach KEIBEL (1896) zusammen: Bei Embryonen von 6,4 mm größter Länge mündet der primäre Harnleiter noch in den ungeteilten Kloakenabschnitt, bei Embryonen von 9,0 mm größter Länge ist die Aufteilung der Kloake bis in das Mündungsgebiet vorgeschritten, bei

Embryonen von 10 mm größter Länge münden die Harnleiter bereits in die Harnblasen-Harnröhrenanlage, bei Embryonen von 14,0 mm größter Länge ist die Kloake nahezu aufgeteilt.

Während der Aufteilung der Kloake tritt die oben p. 332 und 333 beschriebene Wanderung des Ureters um dem primären Harnleiter ein, wir hatten dort festgestellt, daß die Ureterknospe anfangs aus dem dorso-medialen Umfang des primären Harnleiters hervorsproßt, später aber an der dorso-lateralen Seite des ersteren liegt, und hatten deswegen angenommen, daß die Mündungsstelle des Ureters durch verschiedenes Wachstum der Harnleiterwand von der dorso-medialen zur dorso-lateralen Seite verschoben wird. Ist diese Wanderung beendet, so wird dasjenige Stück des primären Harnleiters, welches

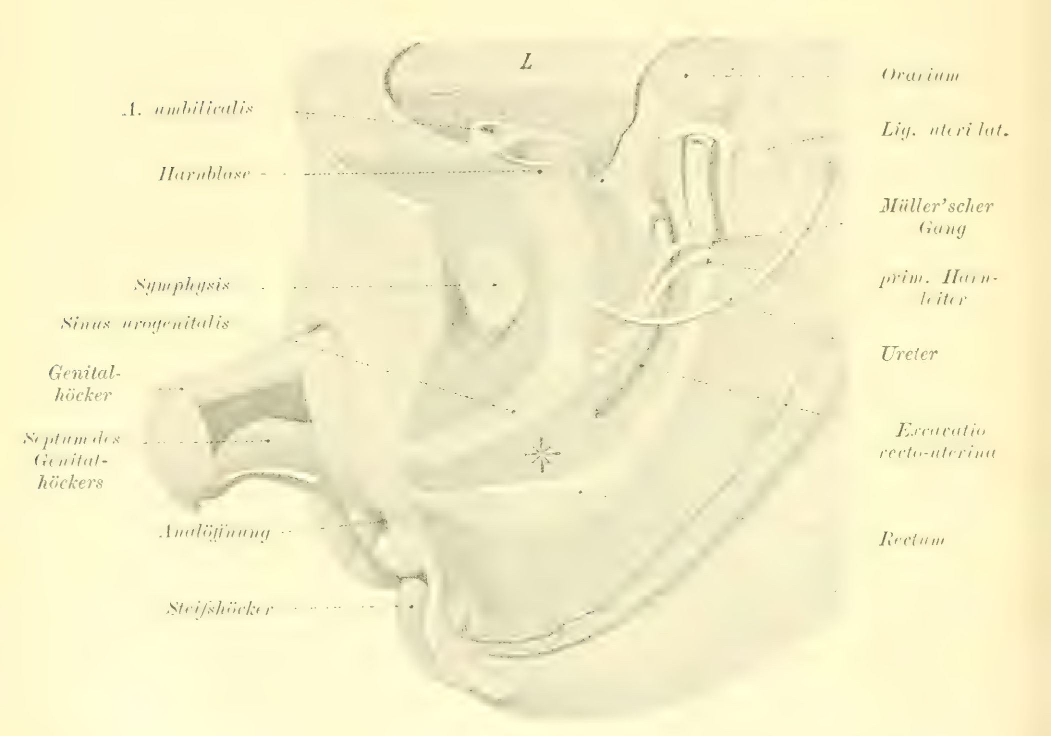


Fig. 271. Modell des Beckenendes eines menschlichen Embryo von 25 mm Nackenlänge ($8^1/_2$—9 Wochen). Vergr. ca. 20:1. Nach KEIBEL, aus KOLLMANN, Lehrb. d. Entwickelungsgesch. d. Menschen. — Das Präparat ist sagittal halbiert gedacht; Harnblase, Sinus urogenitalis, Genitalstränge, Harnleiter und Rectum sind vollständig dargestellt. Das Septum urorectale (in der Figur mit einem * bezeichnet) hat die Kloakenmembran erreicht, damit ist die Aufteilung der Kloake vollendet.

zwischen der Einmündung in die Harnblasen-Harnröhrenanlage und dem Abgang des Ureters liegt, zunächst erweitert; die Blasenanlage erscheint infolgedessen wie gehörnt, diese beiden Hörner entsprechen den Allantoisschenkeln von v. MIHALKOVICS (1895), welcher die Harnblase noch vollständig aus der Allantois hervorgehen läßt und deswegen diesen falschen Namen in die Litteratur eingeführt hat.

Diese Kloakenschenkel, wie wir sie jetzt nennen wollen, erweitern sich mehr und mehr und schließlich derartig, daß sie ohne nachweisbare Grenze in die Harnblasenwand aufgenommen werden. Die einzelnen Etappen dieses Prozesses mit genauen Zahlenangaben habe ich bereits p. 333 und 334 gegeben. Durch die Aufnahme des Endstückes des primären Harnleiters in die Harnblasenwand erhalten die Restabschnitte des primären Harnleiters und die Nachnierenureteren getrennte Mündungen, und zwar liegt, wie das aus der Entwickelung von selbst hervorgeht, die Uretermündung lateral, die Harnleitermündung medial. Im weiteren Verlauf der Entwickelung muß das schmale Wandstück zwischen beiden Mündungen excessiv wachsen, und zwar so, daß die Mündung des primären Harnleiters am alten Orte bleibt, die Mündung des Ureters kranialwärts verlagert wird. Da der Abschnitt zwischen den Mündungen der Ductus deferentes und der Ureteren zum Trigonum vesicae Lieutaudi wird, muß dieses aus dem kleinen Wandabschnitt zwischen beiden Oeffnungen entstehen, und es ist deswegen dieses Dreieck hauptsächlich aus mesodermalen Zellen aufgebaut. Die Verschiebung der Uretermündung kranialwärts kann eine ganz excessive sein, wenigstens beschreibt Lonsky (1903) bei Hyrax die Mündung der Ureteren am Vertex der Blase. Andererseits kann die Verschiebung vollständig ausbleiben, wie das nach Keibel (1904) bei Echidna aculeata der Fall ist; bei dieser bleibt auch die Wanderung des Ureters um den primären Harnleiter herum aus, so daß wir hier die Ureteren medial, die Ductus deferentes lateral in die Harnblasen-Harnröhrenanlage münden sehen.

Die weitere Entwickelung der Harnblase ist mit wenigen Worten zu schildern. Bei Embryonen von 25 mm N.S.-Länge, ca. $8^1/_2$ bis 9 Wochen alt, setzen sich in der gemeinsamen Harnblasen-Harnröhrenanlage die specielle Harnblasen- und die specielle Harnröhrenanlage durch eine schwache Einschnürung voneinander ab (Keibel 1896), gleichzeitig erfolgt (Nagel 1889) eine Erweiterung der speciellen Harnblasenanlage, so daß wir damit die kaudale Grenze der Harnblase festsetzen können. Die Erweiterung der speciellen Harnblasenanlage ist eine allseitige, so daß die Harnblase eine schlauchförmige Form gewinnt, eine Form, welche sie bis zur Geburt beibehält.

Bei Embryonen von 3—4 cm Rumpflänge erkennt man in der Harnblasenwand deutlich Muskelfasern (Nagel 1889).

Ganz anders verhält sich die specielle Harnblasenbildung bei Echidna (Keibel 1904). Wir haben auch hier zunächst eine Zweiteilung, und zwar eine vollständige Zweiteilung der Kloake und damit eine Aufteilung derselben in die Harnblasen-Harnröhrenanlage und die Mastdarmanlage. Die specielle Harnblasenanlage tritt aber nicht durch eine allseitige Erweiterung der Harnblasen-Harnröhrenanlage auf, sondern durch eine ventral gerichtete Ausstülpung der vorderen Wand dieser Anlage. Diese Ausstülpung setzt sich scharf gegenüber ihrem Mutterboden ab und steht mit demselben durch einen kurzen Stiel in Verbindung. Aus der gemeinsamen Harnblasen-Harnröhrenanlage geht also hier die eigentliche Harnblase nicht hervor, sondern die gemeinsame Anlage wird vollständig zum Sinus urogenitalis, in welchen die Harnblase einmündet. Die Mündung erfolgt etwas unterhalb des blinden Endes des Sinus urogenitalis, so daß wir einen oberhalb der Harnblasenmündung und einen unterhalb derselben liegenden Teil des

Sinus urogenitalis unterscheiden müssen. In den oberhalb der Einmündung der Harnblase liegenden Teil öffnen sich die beiden primären Harnleiter, während die Ureteren sich an der hinteren Wand des Sinus urogenitalis auf einer Papille gerade gegenüber der Einmündung der Harnblase befinden. Diese Papille kann vorgestülpt werden, so daß ihre Spitze mit den beiden Ureterenöffnungen in das Innere der Harnblase hereinreicht und der Urin in die letztere abträufeln kann.

Diese Verhältnisse von Echidna sind deswegen von großem Interesse, weil sie unmittelbar an die Verhältnisse bei Reptilien, und zwar bei Schildkröten anschließen. Wir haben dort festgestellt, daß die Blase aus zwei Abschnitten besteht, einmal aus einem kleinen Abschnitt, durch eine geringe Aufteilung der Kloake entstanden, und zweitens einem größeren Abschnitt, durch Ausstülpung der ventralen Kloakenwand entwickelt. Beiden Teilen begegnen wir hier bei diesem Monotremen wieder, nur ist die bei den Schildkröten im Beginn befindliche Zweiteilung der Kloake bei letzterem zu einer vollständigen geworden [1]).

1) Anm. der Redaktion. Die Litteratur über die Entwickelung der Harnorgane folgt mit der Litteratur über die Entwickelung der Geschlechtsorgane am Schluß des vierten Kapitels.

Druckfehler-Berichtigung.

S. 408, Zeile 19 v. u. lies Etappen statt Apparate
S. 413, Zeile 11 v. u. lies gelangen statt gelangt.

Zweites Kapitel. (Zweiter Teil.)

Die vergleichende Entwickelungsgeschichte der Nebennierensysteme der Wirbeltiere[1].

Von

Heinrich Poll.

Die Darstellung der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Nebenniere wird durch die mangelhafte Umgrenzung des vergleichend-anatomischen Begriffes „Nebenniere" außerordentlich erschwert: allein die Nebennieren der höheren Wirbeltiere lassen sich nach Lage und Aufbau unmittelbar vergleichen: nur die Amnioten besitzen ein einheitliches, in sich abgeschlossenes Organ mit einem Parenchym, das aus zwei scharf trennbaren Gewebearten besteht, deren Zellen sich in innigster Berührung mit dünnwandigen, kapillaren oder venösen Blutgefäßen zu ein- oder mehrzeiligen Balken aufreihen. Bei den Anamnia bezeichnet dagegen der Ausdruck „Nebenniere" die Gesamtheit oft sehr vieler kleiner Körperchen. Die Amphibien wahren noch die Aehnlichkeit mit dem gleichnamigen Gebilde der Amnioten im histiologischen Aufbau durch das Vorkommen und die Anordnung der beiden Grundgewebe; bei den Fischen und den Cyclostomen finden sich indessen zweierlei Kategorieen von Körperchen, und ein jedes von ihnen baut sich nur aus je einer Art von Zellen auf, die cytologisch allerdings noch den Nebennierenelementen der Amnioten ähneln. Bei Amphioxus lanceolatus sind auch solche Körperchen noch nicht nachgewiesen.

Je nachdem man nun die Eigenart der Nebenniere bei den Amnioten oder bei den Anamniern zum leitenden Gesichtspunkte auswählt, ergeben sich zwei scheinbar weit auseinandergehende und gänzlich verschiedene Auffassungen. Es läßt sich indessen erweisen, daß beide in der That zu einer einheitlichen Deutung führen. Auf die Ergebnisse der vergleichenden Entwickelungsgeschichte läßt sich eine wohlbegründete, durchgreifende Homologie der Nebenniere der Wirbeltiere und eine klare Stammesgeschichte aufbauen.

Vergleichend-anatomische Vorbemerkungen.

1. Amniota.

Abgesehen von den Abweichungen in Form, Größe und Lage unterscheiden sich die Nebennieren der Amnioten wesentlich histiologisch durch die verschiedene Anordnung der beiden Grundgewebe voneinander.

1) Anm. der Redaktion. Aus redaktionellen Gründen ist, um ein rascheres Erscheinen der einzelnen Abschnitte des Handbuches zu ermöglichen, die Entwickelungsgeschichte der „Nebenniere" zwischen die Abschnitte „Harnorgane und Geschlechtsorgane" eingeschoben worden.

Bei den Säugetieren (Fig. 272) gestalten sie sich zu einer Rindensubstanz, Substantia corticalis, und zu einer von dieser, zuweilen nur unvollständig umschlossenen Marksubstanz, Substantia medullaris. Diese eigenartige Lage ist allein auf die Mammalia beschränkt: die Ausdrücke „Rinde“ und „Mark“ haben indessen durch die Uebertragung auf die Nebenniere der übrigen Wirbeltiere ihren ursprünglichen topographischen Sinn eingebüßt und eine vergleichend-histiologische Bedeutung gewonnen. So bezeichnet Rindengewebe in der Nebennierenlitteratur ganz allgemein Stränge, Ballen oder Balken von Zellen mit ein, selten zwei kugeligen Kernen, mit je einem oder zwei sehr deutlichen Kernkörperchen und mit einem Zellenleibe, der von glänzenden, teilweise anisotropen, vielleicht dem Lecithin nahestehenden, fettähnlichen oder lipoiden Körnchen mehr oder weniger dicht erfüllt ist, die sich durch osmiumhaltige Flüssigkeiten sekundär schwärzen und durch die Anilinfettfarbstoffe (Sudan III, Scharlach R) intensiv färben lassen, während nach ihrer Auflösung durch geeignete Reagentien (Xylol, Chloroform, ätherische Oele u. s. w.) ein



Fig. 272. Schnitt durch die Nebenniere des Menschen (Präparat von einem Hingerichteten). *r* Rindensubstanz. *zg* Zona glomerulosa. *zf* Zona fasciculata. *zr* Zona reticularis. *m* Marksubstanz. *k* Kapsel.

mehr oder minder grobmaschiges Protoplasmanetzwerk zurückbleibt: Markgewebe dagegen Stränge oder Ballen oft undeutlich voneinander abgegrenzter Zellen, deren körnige Einschlüsse eine große Verwandtschaft zu den üblichen Kernfarbstoffen, besonders dem Hämatoxylin, Safranin etc. zeigen, Chlorgoldlösung reduzieren, durch Ferrisalze sich blaugrün färben und vor allem bei Behandlung mit chromsauren Salzen, oft auch mit Chromsäure allein eine intensive hellgelbe bis dunkelbraune Färbung annehmen. Diese Eigenschaft entdeckte Jakob Henle im Jahre 1865, Stilling (1890) nannte die Zellen chromophil, Kohn (1898) neuerdings chromaffin: eindeutig und einsprachig können sie als phäochrome[1]), deutsch etwa als chrombraune Zellen bezeichnet werden. In den Elementen beider Gewebe sind außerdem noch mannigfache andere, nicht so allge-

1) Von φαιός = braun, und dem Namen des Elements „Chrom“.

mein verbreitete, paraplasmatische Einschlüsse — Fettkörnchen, ALTMANN'sche Granula, Pigment — durch Osmiumtetroxyd, Eisenhämatoxylin, durch Eosin und durch andere Farbreaktionen (Neutralrot) darstellbare Körnchen angetroffen worden.

Die Rindensubstanz der Säugetiernebenniere ist in drei Zonen gegliedert (Fig. 272): eine äußere unmittelbar unter der Kapsel, eine mittlere und eine innere an der Rindenmarkgrenze. Sie unterscheiden sich, abgesehen von feineren, cytologischen Einzelheiten, wesentlich durch die Anordnung der Zellenstränge: diese sind in der ersten, der Zona glomerulosa, schlingen- oder bogenförmig geordnet, in der zweiten, der Zona fasciculata, nahezu parallel und radiär auf die Mitte des Organs gerichtet, in der dritten, der Zona reticularis, netzartig durcheinander geflochten.

Die Marksubstanz baut sich gleichmäßig aus breiten Zellenreihen oder rundlichen Zellenballen auf, die weite venöse Bluträume zwischen sich fassen. Zu den phäochromen Elementen gesellen sich bei den einzelnen Arten in sehr verschiedener Anzahl sympathische Ganglienzellen.

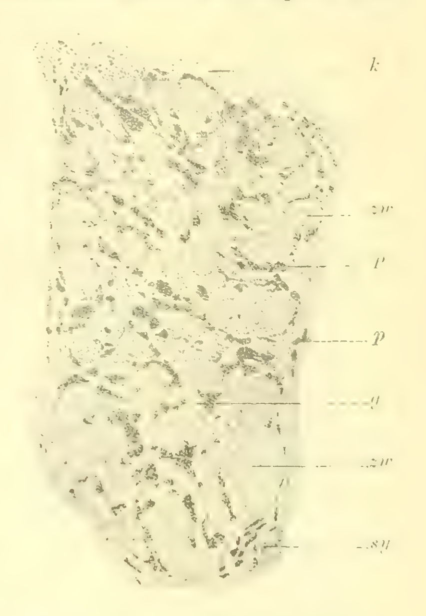


Fig. 273. Schnitt durch die Nebenniere vom Huhn. *k* Kapsel. *zw* Zwischennieren- oder ‚Rinden'-Gewebe. *p* phäochromes oder Markgewebe. *g* Gefäß. *sy* sympathische Ganglienzellen.

An Stelle der Umschließung des Markes durch die Rinde tritt bei den Vögeln (Fig. 273) eine innige Durchflechtung zweier Zellenstrangnetze, des Systems der Hauptstränge, die sich aus Rindengewebe, und des Systems der Intermediärstränge, die sich aus Markgewebe aufbauen: dergestalt, daß die Zellenreihen des einen Netzes in den Maschenräumen des anderen liegen.



Fig. 274. Schnitt durch die Nebenniere von Emys europaea. *k* Kapsel. *zw* Zwischennieren- oder ‚Rinden'-Gewebe. *p* phäochromes oder ‚Mark'-Gewebe. *g* Gefäße. *sy* sympathische Ganglienzellen.

Bei den Reptilien tritt zuerst in der Wirbeltierreihe ein auffallendes Ueberwiegen des Rindenanteils über die Marksubstanz zu Tage. Der Bauart nach unterscheiden sich die Nebennieren der Lepidosaurier und der Hydrosaurier nicht unwesentlich. Bei den Crocodilen und Schildkröten (Fig 274) ist die Anordnung durchaus der der Vogelnebenniere ähnlich: die Durchflechtung ist weniger innig, die Markstränge durchziehen und umkreisen wie schmale Straßen die dichte Rindenmasse. Bei den Eidechsen und Schlangen (Fig. 275) lagert sich dagegen der weitaus größte Teil des Markes von dorsalwärts her der Rindensubstanz auf, und nur spärliche Markstränge oder Markballen ragen ventralwärts in diese hinein.

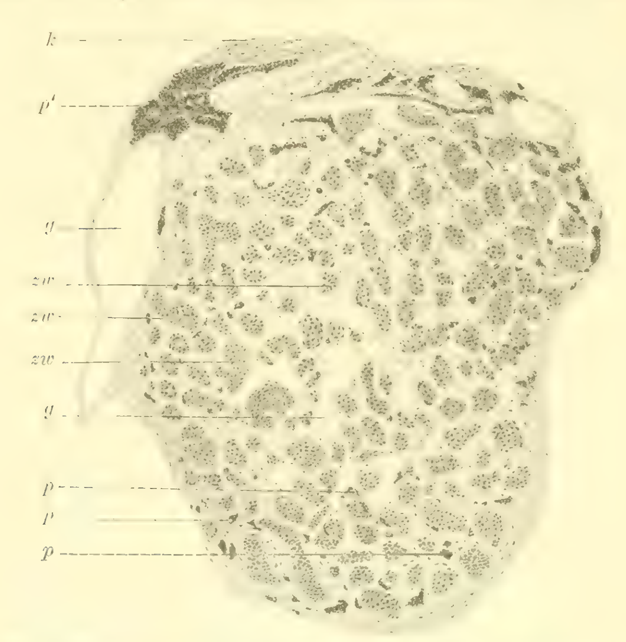


Fig. 275. Schnitt durch die Nebenniere von Boa constrictor. *k* Kapsel. *g* Gefäß. *zw* Zwischennieren- oder ‚Rinden'-Gewebe. *p'* dorsale Hauptmasse vom phäochromen oder ‚Mark'-Gewebe. *p* einzelne Gruppen phäochromer Zellen.

2. Anamnia.

Die Nebennieren der Amphibien stellen in vielen Hinsichten ein Mittelglied zwischen denen der höheren und niederen Wirbeltiere dar. Bei den Anuren bilden sie in der Regel zusammenhängende, oft unregelmäßig gewundene und verzweigte, dünne, platte Streifen auf der ventralen Fläche der Beckenniere, bei den Urodelen zeigen sie sich in zahlreiche Streifchen und Inselchen zerfallen, die ventralwärts und medialwärts der Niere in ihrer ganzen Ausdehnung aufliegen und sich sogar kopfwärts bis zum Ursprunge der Arteria subclavia, bis zum Vereinigungspunkte der Aortenwurzeln nachweisen lassen. Bei den Gymnophionen reicht die Nebenniere vom oralen Ende bis zum letzten Dritteil der Nieren: die rostrale Hälfte liegt an deren medialem Rande und bildet eine zusammen-

hängende Masse — ähnlich wie bei den Anuren —, die distale Hälfte liegt auf der Bauchfläche der Niere und zeigt sich in viele Stücke zerfallen — ähnlich wie bei den Urodelen. **Im Amphibienstamme löst der Typus der aus vielen kleinen unzusammenhängenden Körperchen aufgebauten Nebenniere der Anamnia den Typus des einheitlichen, in sich geschlossenen Organes der Amniota in einer durch alle Uebergangsstufen verbundenen Reihe ab.**

Der feinere Bau stimmt in allen Ordnungen nahezu überein: die Nebenniere, die sich durch ihre gelbe Farbe scharf von dem Braunrot der Niere abhebt, besteht (Fig. 276) aus einem grobmaschigen Balkennetze ein- oder mehrzeiliger Zellenstränge, die unmittelbar von den

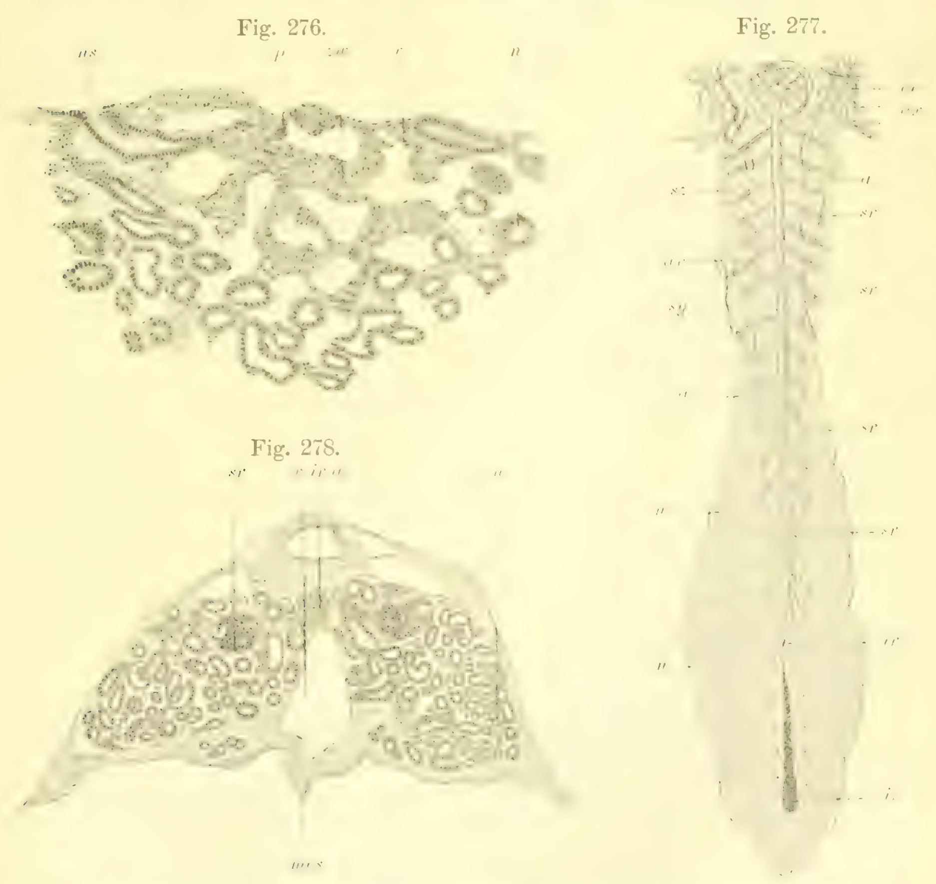


Fig. 276. Schnitt durch die Nebenniere von Megalobatrachus maximus (Cryptobranchus japonicus). *zw* Zwischennieren- oder ‚Rinden'-Gewebe. *p* phäochromes oder ‚Mark'-Gewebe. *v* Venen. *n* Nierenkanälchen. *ns* Nephrostom.

Fig. 277. Uebersichtsbild der Nebennierensysteme von Scyllium catulus. *oe* Oesophagus. *ax* Axillarherz = vorderstes Phäochromkörperchen. *a* Aorta. *sr* Suprarenalorgane = phäochrome Körperchen. *ir* Interrenalorgan. *n* Niere. *sy* sympathische Ganglien. *ac* Arteria intercostalis. Nach VINCENT (1895).

Fig. 278. Schnitt durch ein junges Scyllium stellare (9 cm lang). *ir* Interrenalorgan oder Zwischenniere. *sr* Suprarenalorgan oder Phäochromkörperchen. *n* Niere. *a* Aorta. *v* Vena interrenalis. *mes* Mesenterium.

Endothel der in den Maschen liegenden großen venösen Bluträume bekleidet werden. Das Netz ist ohne Abgrenzung durch Stützgewebe in die Substanz der Niere eingelassen. Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Zellen erweist durch ihren Gehalt an glänzenden, die Fettfarbreaktionen liefernden Körnchen ihre Zugehörigkeit zum Rindengewebe. Daneben, oft am Rande oder am Ende der Zellenbalken liegen einzeln oder in kleinen Gruppen spärliche phäochrome Elemente; in den kopfwärts gelegenen Teilen der Urodelennebenniere sind sie reichlicher vorhanden, bilden zuweilen kleine isolierte Häufchen und schließen sich eng dem System der hinteren Kardinalvenen an.

Dieses Verhalten leitet zu der Eigenart des Aufbaues der „Nebenniere" aller tiefer als die Lurche stehenden Wirbeltiere hinüber im Gegensatz zu der Anordnung bei den höheren Vertebraten. Bei den Fischen und den Neunaugen sind die beiden Grundsubstanzen, die Rinde mit ihren fettähnlichen Zelleneinschlüssen und das phäochrome Gewebe des Markes, örtlich vollkommen voneinander getrennt. Balfour (1877) erkannte die Verschiedenheit der beiden Systeme zuerst und klärte die Sachlage durch die Einführung neuer Namen, die den besonderen anatomischen Verhältnissen bei den Selachiern angepaßt waren; er bezeichnete den bei den Haien unpaaren

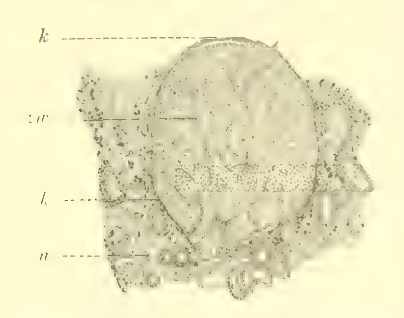


Fig. 279. Schnitt durch ein Stannius-sches Körperchen (*zw*) der Forelle (Trutta fario). *n* Niere. *k* Kapsel.

(Fig. 277 und 278), bei den Rochen oft paarigen, zwischen den hinteren Nierenenden liegenden und aus Zellen mit lipoiden Einschlüssen aufgebauten Körper als Internalorgan (Zwischenniere,

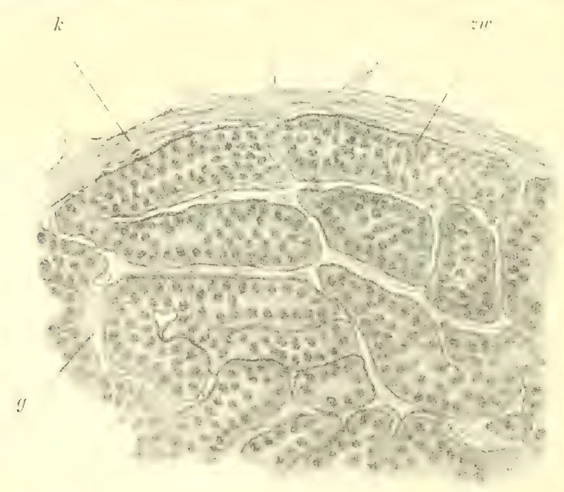


Fig. 280. Schnitt durch ein Stannius'sches Körperchen von Scorpaena ustulata. *k* Kapsel. *g* Gefäße. *zw* Zwischenniere. Nach Diamare (1896).

C. Rabl 1896); die phäochromen Körperchen aber, die sich bei den Haien nahezu regelrecht metamer, bei den Rochen oft stark dysmetamer verteilt den Ganglien des sympathischen Grenzstranges mehr oder weniger innig anschließen und im kaudalen Rumpfabschnitte unmittelbar dorsalwärts von den Nieren liegen als Suprarenalorgane (Fig. 277 u. 278). Diese Bezeichnungen haben, wie die Ausdrücke ‚Rinde' und ‚Mark', durch die Uebertragung auf andere Wirbeltierklassen ebenfalls ihren topographischen Sinn verloren und eine erweiterte vergleichend-anatomische Bedeutung gewonnen.

Bei den Teleostiern sind unter dem Namen der Stannius'schen Körperchen seit langem (1839) kleine, stecknadelspitzen- bis linsengroße, gelbe oder weißlichgelbe, bald paarige, bald un-

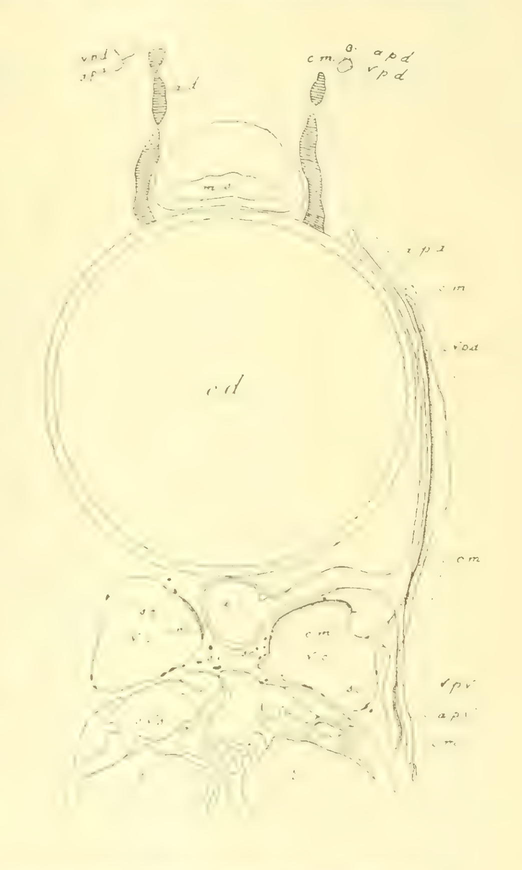


Fig. 281. Schema der Anordnung der Nebennierensysteme bei Petromyzon in der mittleren Körpergegend (Nierenregion). *c.d* Chorda dorsalis. *m.s* Rückenmark. *s.r.s* Venensinus über den Nieren (*r*). *v.c* Kardinalvenen. *a.p.d* dorsale, *a.p.v* ventrale Zweige der parietalen Arterien. *v.p.d* dorsale, *v.p.v* ventrale Zweige der parietalen Venen. *c.m* phäochromes Gewebe. *sc* Zwischennierengewebe. Nach Giacomini (1902).

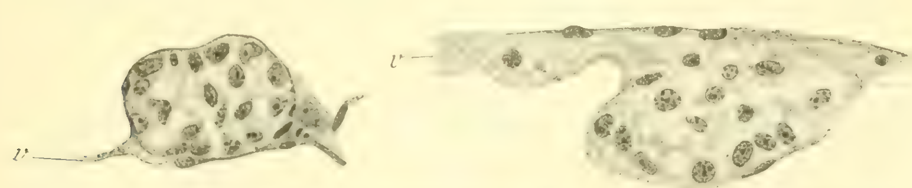


Fig. 282. Zwei Zwischennierenkörperchen von Petromyzon fluviatilis. *v* Venenwand.

paare, oft in sehr geringer, häufig in überaus großer Anzahl auftretende Körperchen bekannt, die zuweilen symmetrisch, meist aber unsymmetrisch, bei einigen auf der dorsalen, bei anderen auf der ventralen Nierenfläche liegen, mitunter auch teilweise oder ganz und gar in das Nierengewebe eingebettet sind. In einer Bindegewebekapsel (Fig. 279), von der Scheidewände ins Innere einstrahlen, liegen Röhrchen oder Bläschen, um deren in der Regel unwegsame Lichtung sich die Zellen zu ein- oder mehrschichtigen Epithelien ordnen. Ueber

den feineren Bau der Zellen ist wenig bekannt; bei dem Aal, dem Seehasen und der Forelle, bei den Lophobranchiern, wahrscheinlich überhaupt bei allen Knochenfischen enthalten sie keine durch Osmiumtetroxyd schwärzbaren Körnchen, und auch die Anilinfettfarbstoffe (Sudan III, Scharlach R.) laßen keine Einschlüsse auffinden. Trotzdem werden sie für die Homologa des Interrenalorgans der Selachier gehalten. Mit größerer Sicherheit hat Giacomini (1902, 1905)

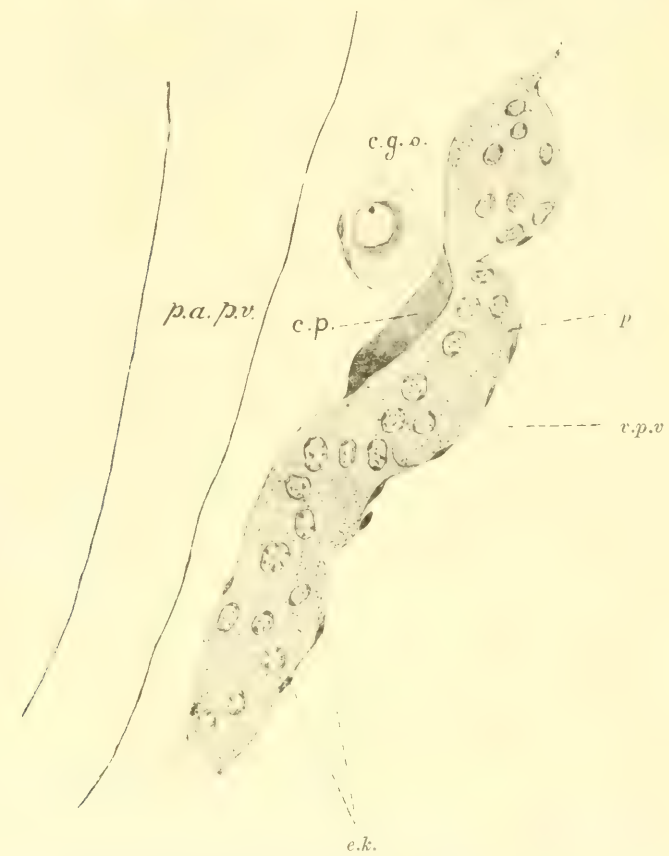


Fig. 283. Schnitt durch eine Schicht von phäochromem Gewebe (*p*), unmittelbar an der Lichtung einer ventralen Seitenwandvene (*v.p.v*), von dieser nur durch das Endothelhäutchen (*e.k.*) getrennt. *ek* Endothelkerne. *c.g.s* sympathische Ganglienzelle. *c.p* Pigmentzelle. *p.a.p.v* ventrale Seitenwandarterie. Nach Giacomini (1902).

die Suprarenalkörperchen oder das phäochrome Gewebe in der Wand der Kardinalvenen, zumal der rechten nachgewiesen, und zwar in deren kranialem Abschnitte, der längs des lymphoiden Gewebes der Kopfniere verläuft.

Bei den Ganoiden hat Stannius (1846) selbst schon die kleinen Körperchen gesehen, die außerordentlich zahlreich und in sehr wechselnder Größe in der ganzen Substanz der Niere zerstreut liegen; histiologisch bauen sie sich aus Alveolen auf, deren Zellen sich mit Osmiumtetroxyd intensiv schwärzen. Endlich ist auch Giacomini in jüngster Zeit (1904) der Nachweis phäochromer Elemente in der Wand der Vv. cardinales und renales revehentes gelungen.

Für die Dipnoer liegen, sowohl was das Vorkommen, wie den Bau der STANNIUS'schen Körper anlangt, nur ungenaue Angaben vor. Das phäochrome System ist völlig unbekannt.

Von den Cyclostomen, den niedrigsten Wirbeltieren, von denen bis jetzt Nachrichten über das Vorkommen von „Nebennieren" vorliegen, besitzen die Petromyzonten nach den schönen Untersuchungen GIACOMINI's (1902) zwei scharf trennbare Reihen von Körperchen (Fig. 281). Die einen stellen kleine, mannigfach gestaltete, oft gelappte Gebilde dar, die von der Kopfnierengegend bis zum Schwanze reichen, vorn spärlicher, in der Nierenregion reichlicher in der Wand der hinteren Kardinalvenen, der Kaudalvene, seltener auch

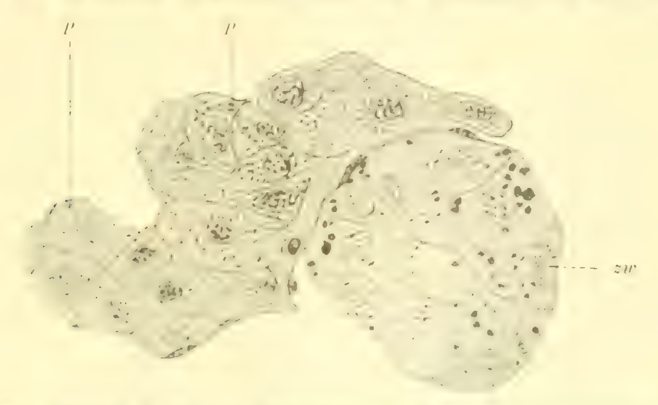


Fig. 284. Schnitt durch ein Läppchen von Zwischennierengewebe (*zw*) und phäochromem Gewebe (*p*) von Petromyzon fluviatilis. FLEMMING's Flüssigkeit. Nach GIACOMINI (1902).

der Nierenarterien und der dorsalwärts der Nieren liegenden Blutgefäße eingelassen sind. Sie springen zum größten Teile in das Venenlumen vor und sind nur durch das Endothelhäutchen von diesem geschieden (Fig. 282); sie bestehen aus cylindrischen oder polyedrischen Epithelzellen und enthalten durch Osmiumtetroxyd schwärzbare Körnchen (Fig. 284). GIACOMINI erklärt sie für die Interrenalorgane der Cyclostomen. Das zweite, das phäochrome oder Suprarenalkörpersystem, erstreckt sich von der Gegend des zweiten Kiemenpaares an bis zum Schwanze des Tieres. Die Körperchen folgen als dünnschichtige Streifchen (Fig. 283) dem Laufe der großen Arterien und ihrer dorsal- und ventralwärts zur Körperwand ziehenden Aeste, besonders dem der Aorta, die sie beiderseits geleiten, um in der Schwanzgegend zu einem Streifen zusammenzufließen. Größere Anhäufungen liegen immer an den Ursprungsstellen der Aeste. Auch diese Körperchen sind von dem Lumen der venösen Nachbargefäße, der Jugularis, den Kardinalvenen und ihren Verzweigungen nur durch das Endothelhäutchen getrennt (Fig. 283). Bei den Myxinoiden (Bdellostoma) hat sich bisher nur das Vorkommen phäochromer Elemente nachweisen lassen (GIACOMINI 1904).

Vom Amphioxus sind weder zwischennierenartige noch chrombraune Zellen bekannt, wenngleich das Vorkommen solcher besonders nach der Auffindung phäochromer Elemente im Centralnervensystem wirbelloser Tiere, nämlich der Anneliden, als recht wahrscheinlich gelten muß.

3. Beikörperchen der Nebennierensysteme (accessorische Nebennieren).

Die Anordnung des Interrenal- und Suprarenalsystems der Selachier und der Petromyzonten erschließt das Verständnis für das Vorkommen isolierter, nicht mit dem Hauptorgane zusammenhängender Körperchen, die sich aus Zellen aufbauen, wie sie auch in der Nebenniere vorkommen.

Sie werden im allgemeinen als „accessorische Nebennieren" bezeichnet, doch ist der Begriff des Nebenkörperchens im Einzelfalle durchaus nicht so handlich, wie es beim ersten Blick wohl erscheinen möchte: er ist eben an die Existenz eines Hauptkörpers gebunden. Wie soll man nun entscheiden, wenn ein solcher typisch überhaupt nicht, sondern nur bei einzelnen Gattungen zur Ausbildung kommt, wie z. B. bei den Knochenfischen? Wo soll man die Grenzen ziehen, wenn ein ununterbrochener Uebergang in der Größe der einzelnen Gebilde von den allerkleinsten bis zu verhältnismäßig großen Haufen vorkommt, wie beim Stör und zum Teil bei den Amphibien? Es ist richtig, daß die Auffassung aller dieser Körperchen als Bestandteile eines großen Organsystems die Schwierigkeiten der allgemeinen Anschauung einigermaßen beseitigt, nicht aber in gleichem Maße auch die Schwierigkeiten in der Beschreibung der im einzelnen so überaus wechselvollen Bilder.

Die Hindernisse steigern sich noch mit der Erkenntnis, daß in dem Begriffe „accessorische Nebenniere" in zweifacher Weise heterogene Dinge miteinander zusammengewürfelt werden.



Fig. 285. Schnitt durch eine Beizwischenniere vom Nebenhoden eines neugeborenen Knaben. *k* Kapsel. *zf* Zona fasciculata. *zg* Zona glomerulosa. *g* Gefäße. Nach Wiesel (1899).

Es muß eine scharfe Grenze zwischen

1) den accessorischen Interrenalkörpern oder den Beizwischennieren,

2) den phäochromen Körperchen und

3) den echten accessorischen Nebennieren oder den Beinebennieren gezogen werden; je nachdem diese Gebilde nur aus Zwischennierengewebe, nur aus chrombraunem Gewebe oder aus einer Mischung beider Zellenarten bestehen.

Die accessorischen Interrenalkörperchen oder Beizwischennieren bilden die weitaus größte Mehrzahl der bisher als accessorische Nebennieren bezeichneten Gebilde: sie verdienen diesen Namen nicht, denn sie bestehen ausschließlich aus Zellen, die denen der Nebennieren rinde gleichen, und sie ahmen in ihrem Aufbau gewöhnlich die Corticalis mit ihrer Zona glomerulosa und Zona fasciculata, seltener auch mit der Zona reticularis nach; phäochrome oder Markzellen fehlen ihnen dagegen (Fig. 285). Die kleinsten dieser Körperchen sind nur mikroskopisch wahrnehmbar, die größten erreichen den Umfang einer Haselnuß oder noch größerer Gebilde, doch ist die Grenze gegen die hyperplastische Vergrößerung, zu denen sie neigen, oft schwer zu ziehen. Sie kommen erstens in der Nähe des Hauptorganes frei, oder eingeschlossen in die Organe der Nachbarschaft, zweitens entfernt von der Nebenniere im Retroperitonealraume und drittens in der Genitalregion vor, wo sie zuerst im Ligamentum latum als sog. MARCHAND'sche Nebennieren (1883) die Aufmerksamkeit in höherem Grade auf sich zogen.



Fig. 286. Schnitt durch ein Phäochromkörperchen (p) des Kaninchens vom distalen Ende der Bauchaorta, umgeben von Nerven (n) und Ganglienzellen (g). Nach KOHN (1903).

Phäochrome Körperchen können an allen Stellen des Körpers gefunden werden, zu denen der Sympathicus hinzutritt, besonders als einzelne Zellengruppen im Sympathicus zumal der Amnioten und der Amphibien; hier sind sie von LEYDIG (1853) entdeckt und als „Kernnester" von SIGMUND MAYER (1871) beschrieben worden. Im Retroperitonealraum fand jüngst ZUCKERKANDL (1901) am Abgange der Arteria mesenterica inferior große phäochrome Körper, die er als Nebenkörper des Sympathicus bezeichnete. WIESEL (1902) hat bei Reptilien längs der großen Bauchgefäße zahlreiche Phäochromkörperchen nachgewiesen. Ihrem Aufbau nach sind sie Anhäufungen chrombrauner Zellen, oft untermischt mit Sympathicuselementen; eine strenge Gliederung läßt sich nicht nachweisen (Fig. 286). Auch die Carotisdrüse muß zu den Phäochromkörperchen gerechnet werden. KOHN's (1898) besondere Bezeichnung dieser Gebilde als „Paraganglien" dürfte entbehrlich sein.

Echte accessorische Nebennieren, die Rinden- und Marksubstanz enthalten, sind mit Sicherheit nur aus den sympathischen Bauchgeflechten bekannt: doch ist ihr Vorkommen an allen den Stellen denkbar, wo Fundorte von Beizwischennieren in der Nähe des Sympathicus und seiner Ausbreitungen liegen.

4. Begriffsbestimmungen.

Die vergleichend-anatomische Betrachtung führt in der Nebennierenfrage zu einer klaren, einheitlichen Grundanschauung. Die Wirbeltiere besitzen ursprünglich zwei völlig getrennte, im ganzen Rumpfe verteilte Systeme von Körperchen: die eine bildet das System der Interrenalorgane oder der Zwischenniere, die andere das System der Suprarenal- oder der Phäochromkörperchen. Jenes ist im wesentlichen charakterisiert durch die fettähnlichen Einschlüsse, dieses durch die Phäochromreaktion der Zellen: beide halten sich eng an die Lumina von Gefäßen, sei es kapillaren, sei es venösen Charakters.

Aus dieser Erkenntnis ergeben sich bei folgerichtiger Ueberlegung eindeutige Begriffsbestimmungen für alle vorkommenden Gebilde. Interrenalorgan und Rindensubstanz, Suprarenalorgan und Marksubstanz sind keineswegs identische Begriffe. Das System der Inter- und Suprarenalkörperchen umfaßt die Gesamtheit aller im Vertebratenleibe von den Kiemen bis zum Schwanze vorhandenen, aus den charakteristischen Zellen in charakteristischer Anordnung aufgebauten Gebilde; Rinden- und Marksubstanz bedeuten nur die, je nach der Tierklasse sehr verschieden großen Teile dieser Systeme, die nämlich, die sich in der Nebenniere vereinigt finden: daher eine Nebenniere nur den Amnioten und den Amphibien eignet, während das Interrenal- und Suprarenalsystem eine allgemeine Einrichtung des Wirbeltierkörpers darstellt. Rinde und Mark sind demnach vergleichend-histiologische, Interrenal- und Suprarenalkörperchen vergleichend-anatomische

Wirbeltiere	Zwischennierensystem		Phäochromes System
Cyclostomen und Fische	Zwischennierenkörperchen [Petromyzonten: Zwischennierenkörperchen; Selachier: Interrenalkörper; Teleostier: Ganoiden: } Stannius'sche Körperchen]		Phäochrome Körperchen [Petromyzonten: phäochrome Körperchen; Selachier: Suprarenalorgane; Teleostier: Ganoiden: } phäochrome Körperchen]
Amphibien und Amnioten	Zwischennierenkörperchen [sog. „accessorische Nebennieren", Marchand'sche Nebennieren der Säuger: Beizwischennieren]	Rinde Mark der Nebenniere	Phäochromkörperchen [Amphibien: Kernnester; Reptilien: Wiesel'sche Körperchen; Säuger: Zuckerkandl'sche Nebenorgane des Sympathicus, phäochrome Anteile des Glomus intercaroticum (und coccygeum?); Amnioten: phäochrome Körperchen der sympathischen Geflechte]

Begriffe. Der Unterschied der Begriffsumgrenzung tritt am deutlichsten bei dem phäochromen Suprarenalsystem zu Tage; denn die Auffassung aller aus phäochromen Elementen erbauten Gebilde, z. B. der Carotisdrüse, als Teile der Nebenniere, erweist sich ohne weiteres als unhaltbar. Ebenso aber, wie nur ein Teil des Suprarenalsystems in die Nebenniere eingeht, während ein anderer seine Selbständigkeit in der Form der phäochromen Körperchen (Nebenkörper des Sympathicus u. s. w.) wahrt, verharrt ein, wenn auch viel unscheinbarerer, Teil des Interrenalsystems in der Form der Beizwischennieren in seiner ursprünglichen Unabhängigkeit. Diese Begriffsbestimmung läßt sich in einem Schema etwa folgendermaßen darstellen: (s. nebenstehend).

Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Nebennierensysteme.

Wie viele Einzelfragen der Nebennierenforschung auch noch der Lösung harren, wie viele Lücken insbesondere auch die Kenntnis des Entwickelungsverlaufes in einzelnen Klassen und Ordnungen aufweist, in großen Zügen läßt sich dennoch ein allgemeines Bild des Werdeganges entwerfen, das die in der Wirbeltierreihe stets wiederkehrenden Charakterzüge einheitlich zusammenfaßt und einige wenige Grundthatsachen kennen lehrt, die das Verständnis der Vorgänge ungemein erleichtern. Es darf naturgemäß für die Beurteilung der meisten Streitfragen die erst seit kurzem besonders auf Grund der Arbeiten von Brauer, Diamare, Fusari, Giacomini, Kohn, Soulié, Srdinko, Vincent, Wiesel gewonnene geklärte Auffassung von der Existenz zweier „Nebennierensysteme" im Wirbeltierkörper nicht als Maßstab gewählt werden, da die Grundlage dieser Abweichungen das ältere, widerspruchsvolle, unklare, für das Bedürfnis jeder einzelnen Tierklasse zurecht gestutzte Nebennierenschema bildet.

Die vergleichend-anatomische Erkenntnis bedingt eine Erweiterung der Darstellung über den Rahmen einer Entstehungsgeschichte der Nebenniere hinaus zu einer vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Interrenal- oder des Zwischennierensystems und des Systems der phäochromen Organe der Wirbeltiere. Beide sind Gebilde selbständiger Abkunft, und bei den Tieren, die eine Nebenniere besitzen, entsteht diese durch ontogenetische, nachträgliche Verschmelzung bestimmter Teile beider Systeme miteinander; ihre Entstehung bildet also nur einen Teil der späteren Geschichte beider Systeme.

Es gliedert sich somit der Entwickelungsgang allgemein in zwei Akte, die unabhängig nebeneinander ablaufen: der erste umfaßt die Entstehung des Zwischennierensystems, der zweite die Entstehung des phäochromen Systems. Jenes ist ein direkter Abkömmling des Mesoderms, dieses ein mittelbarer Abkömmling des Ektoderms, insofern es in der Anlage mit der der sympathischen Ganglien vereint auftritt und sich erst nachträglich aus ihrem Gefüge aussondert. Als Schlußakt gesellt sich diesen beiden bei den Amphibien und Amnioten ein dritter hinzu, der nicht die Gesamtheit, aber einen mehr oder minder beträchtlichen Teil beider Systeme im Rahmen der geweblichen Ausgestaltungsprozesse zu einer höheren Einheit, der Nebenniere, zusammenschmilzt.

1. Allgemeine Entwickelungsgeschichte des Zwischennierensystems.

Die Bildungsgeschichte der Zwischenniere gliedert sich in zwei Perioden: die erste, die Organogenese, umfaßt die Vorgänge, die zur Anlage des Systems führen, die zweite, die Histiogenese, umfaßt die Vorgänge der geweblichen Differenzierung. Zeitlich lassen sich beide nicht immer scharf voneinander trennen.

Die Organogenese des Zwischennierensystems.

Die Organogenese des Interrenalorganes läuft in zwei Phasen ab: die erste gipfelt in der Ausbildung der ersten Anlage, die zweite in der Ablösung aus dem Verbande des Muttergewebes. Auch hier ist eine zeitliche Grenze nicht immer scharf zu ziehen.

Erste Phase der Organogenese.

Die meisten und bedeutsamsten Fragen knüpfen sich an die Vorgänge der ersten Phase: an Ort, Art und Zeit der Entstehung.

Ort der Entstehung. Die Zwischenniere entstammt unmittelbar dem Mesoderm, und zwar seinem ventralen, nicht segmentierten Abschnitte, der als epithelialer Belag das Seitenplattencölom auskleidet. Das Peritonealepithel vermag nicht in seiner gesamten Ausdehnung, sondern nur in einem eng umgrenzten Bereiche Zwischennierengewebe zu entwickeln: wie ein breiter Streifen zieht dieser Bezirk jederseits am Dache und an der medialen Wand jeder Leibeshöhlenhälfte dahin und faßt die Wurzel des Gekröses zwischen sich: er soll den Namen Zwischennierenzone — Zona interrenalis — tragen, weil er stets zum weitaus größten Teile und mit einer einzigen Ausnahme lateralwärts von den verschiedenen Abschnitten der embryonalen Harndrüsen eingefaßt wird. Im allgemeinen bildet der Glomus des Pronephros die rostrale, die Kloake die distale Grenze. Lage und Ausdehnung der Zwischennierenzone ändert sich mit dem Aufsteigen in der Reihe der Wirbeltiere immer in dem Sinne einer Einengung, einer partiellen Rückbildung, die sich vergleichend-anatomisch und ontogenetisch gleich klar nachweisen läßt. Bezeichnet man die mit interrenalem Gewebe ausgestatteten Körperabschnitte als Zwischennierensomiten, so nimmt deren Zahl ontogenetisch und phylogenetisch stetig ab.

Nicht alle Stellen der Interrenalzone, sei sie nun im Einzelfalle eng oder weit begrenzt, vermögen gleichmäßig Zwischennierensubstanz zu erzeugen, stets entstehen vielmehr an vielen Punkten des Gebietes einzelne, gesonderte Anlagen, die in ihrer Gesamtheit eine vielgliedrige Kette darstellen. Die Zahl der Ursprungspunkte wechselt gleichsinnig mit der Ausdehnung der Zone; in ihrer Verteilung herrscht ausgesprochene Dysmetamerie und Asymmetrie, d. h. es entstehen Anlagen zwar beiderseits der Medianebene, doch durchaus nicht immer an entsprechenden Punkten der Gegenseiten, und kein erkennbares morphologisches Gesetz regelt die Anordnung in der Längsrichtung des Embryoleibes: weder an die Somitengrenzen, noch an die Verteilung der Gefäße, noch an die Abschnitte eines Organapparates (Urogenitaltractus) schließen sich die einzelnen Kettenglieder gesetzmäßig an.

Art der Entstehung. Die Art und Weise der Entstehung

ist der gemeingiltige Weg der mitotischen Zellenwucherung an umschriebenen Punkten, als deren Ergebnis eine mehr oder minder kräftige, bald mehr in die Lichtung der Leibeshöhle, bald mehr in das Stützgewebe hineinragende Verdickung im Peritonealepithel erscheint. Die Form dieser Zwischennierenknospen — Gemmulae interrenales — wechselt beträchtlich; sie erhalten durch die Größe der Zellen, durch ihr festes Gefüge, das kaum je die Grenzen der Elemente erkennen läßt, die lichte, sehr feinkörnige Beschaffenheit des Zellenleibes recht frühzeitig ein eigenartiges Gepräge und setzen sich stets sowohl von dem lockeren Stützgewebe der Umgebung, als von dem einzeiligen Cölomepithel aufs schärfste ab.

Zeit der Entstehung. Eine allgemeine Angabe über den Zeitpunkt des Bildungsbeginnes scheitert an der Unzulänglichkeit der Zeitmaßmethoden.

Die den Schein des Exakten erweckenden Altersangaben helfen weder über die Tücken der individuellen Variation, noch über die Unvergleichbarkeit der Embryonalstadien der verschiedenen Klassen hinweg. Die relative Feststellung des Entwickelungsgrades nach morphologischen Gesichtspunkten, etwa im Sinne der Normentafeln KEIBEL's (A. L. [2] 1897, 1900) — nach der Ausbildungsstufe des Auges und Ohres, des Kiemenapparates, des Urogenitaltractus vor allem, dessen Organe mit der Zwischenniere den direkten Ursprung aus ventralen Abschnitten des Mesoderms teilen — bringt wenigstens die Verschiebung der relativen Entstehungszeiten zu Tage, soweit nicht specielle Besonderheiten (Verkümmerungen) auch ihren Wert illusorisch machen. Selbst diese Maßmethode ist aber eben relativ: das larvale Funktionieren oder Nichtfunktionieren der Organe — Vorniere, Kiemen, Auge — macht absolute Zeitangaben unmöglich.

Die Bildung der Zwischenniere gehört im allgemeinen einer mittleren Periode der Embryonalentwickelung an; sie fällt etwa mit dem Auftreten der ersten Spuren der Keimorgane und mit dem des Mesonephros zusammen, nur eine kurze Spanne zuvor bei den niederen Anamniern und um ein weniges später bei den höheren Amnioten; man kann diesen Unterschied mit dem Zurücktreten der Vorniere als embryonaler Harndrüse in Verbindung bringen. Ein sehr bezeichnender Zug der Genese ist die Länge des Zeitraumes, während dessen sich im Peritonealepithel Zwischennierenknospen finden können: so ereignet es sich, daß sich noch „erste Anlagen" zeigen zu einer Zeit, da die übrigen Organe schon weit in der Entwickelung fortgeschritten sind. Es ergiebt sich daraus die Notwendigkeit, den Begriff der „ersten Anlage" schärfer zu umgrenzen, als es üblich ist, und die temporäre und die morphologische Bedeutung des Ausdruckes streng auseinanderzuhalten. Es empfiehlt sich, den am frühesten auftretenden Knospen, den „initialen" oder „Frühknospen", die später entstehenden als „tardive" oder „Spätknospen" anzureihen und mit diesem Namen alle die zu bezeichnen, die noch in ihrer primitiven Verbindung mit dem Peritonealepithel, ihrem Mutterboden, zu einer Zeit getroffen werden, da bereits andere Knospen in die zweite Phase, in die Prozesse der Ablösung, eingetreten sind. Im allgemeinen läßt sich, zumal bei den nicht nur relativ, sondern auch absolut sehr lang ausgedehnten Interrenalzonen der Amnionlosen eine deutliche Entwickelungsfolge in dem Sinne feststellen, daß die initialen Knospen rostralwärts auftreten, die tardiven sich ihnen distalwärts anschließen.

Ein absolutes Kriterium ist naturgemäß die Lage der Knospe im Cölomepithel nicht, sie kann schon lange entstanden sein, braucht sich aber nicht abgelöst zu haben. Andererseits ist, solange die Verbindung mit dem Mutterboden besteht, ein Fortdauern der Proliferation nicht auszuschließen. Eine unmittelbare Folge der

langen Dauer der Knospung ist, daß die Abgrenzung einer ersten und zweiten Phase insofern nicht mehr mit aller Schärfe den Ablauf des Gesamtprozesses wiedergiebt, als sich die initialen Sprossen schon in der zweiten, die tardiven noch in der ersten befinden. Auf jeden Körperabschnitt, jede Anlage für sich betrachtet, paßt indessen in der That die Einteilung in ihrer Uebersichtlichkeit durchaus. Wenn man will, so kann man die erste Phase wiederum in zwei Unterabschnitte zerlegen, einen ersten, in dem nur Frühknospen, einen zweiten, in dem beide Kategorieen sich vorfinden. Die Grenze würde dann der Beginn der zweiten Phase bilden.

Zweite Phase der Organogenese.

Den wesentlichen Inhalt der zweiten Phase bildet die Loslösung der Knospen aus dem Gefüge des Cölomepithels. Sie läuft bald schneller, bald langsamer ab, zuweilen unter deutlicher Ausbildung eines Zellenstieles, der verschieden lange Zeit hindurch als Wahrzeichen der einstigen genetischen Verbindung die Knospe an das Muttergewebe heftet. Sobald dieser durchreißt, liegt der Zellenhaufe frei im Stützgewebe da. Durch diesen Vorgang büßt das Interrenalorgan seine primären syntopischen Verbindungen ein und erwirbt infolge der Lageveränderung neue, oft sehr innige topographische Beziehungen mit den Organen der Umgebung: den Gefäßen, der Urniere, den Keimdrüsenanlagen, Beziehungen, die überaus häufig in der Litteratur infolge der Unkenntnis der Frühstadien zu Mißdeutungen der Abstammung des Systems Anlaß gegeben haben.

Diesem Hauptphänomen gliedern sich drei Erscheinungsreihen an, die im Laufe der zweiten Phase das Gesamtbild des Systems nachträglich hochgradig umgestalten. Diese sekundären Modifikationen gehen auf Wachtums-, Rückbildungs- und Verschmelzungsvorgänge zurück. Nicht alle spielen bei jeder Wirbeltierklasse die gleiche Rolle, bei den niedersten treten die beiden letzten sichtlich stark zurück. Morphologisch führen beide zu einem Teile zum gleichen Endziele, zur Verkürzung des Systems, zur Einengung auf einem kleinen Abschnitt des Embryoleibes gegenüber der ursprünglichen Länge der Zwischennierenzone. Sie liefern den embryologischen Schlußstein für Giacomini's (1902*) Hypothese, die das Nebeneinander der vergleichend-anatomischen Thatsachen zur Anschauung der allmählichen Lokalisierung des Organs verband.

Der Nachweis einer ontogenetischen Reduktion aber gestattet erst im Rahmen der heute geltenden morphologischen Anschauungen den Schluß auf eine phylogenetische Reduktion des Systems. In der That gehen nicht alle ursprünglich angelegten Knospen in die Zwischenniere des erwachsenen Tieres ein, ein Teil verfällt stets der Rückbildung, und zwar verhält sich die Zwischennierenzone hinsichtlich des Schicksals ihrer Abkömmlinge nicht in allen Abschnitten gleich; man kann in ihr eine Unterzone der vergänglichen oder abortierenden und eine solche der dauernden oder persistierenden Knospen unterscheiden.

Gleichzeitig, zuweilen indessen bereits vorher, zuweilen auch erst später verschmelzen die ursprünglich gesonderten Knospen miteinander in mehr oder minder hohem Grade. Einmal geschieht dies in kranio-kaudaler Richtung und führt dann zur partiellen oder totalen Vernichtung der primären Diskontinuität unter gleichzeitiger weiterer Verkürzung des Systems. Zweitens verschmelzen die Knospen oft in transversalem Sinne, und die primäre Antimerie geht auf diese Weise verloren.

Die Verkürzung des Systems ist enge mit der Ausbildung von Haupt- und von Nebenkörpern verknüpft. Jener kann entstehen durch Verschmelzung oder durch übermäßiges Wachstum der allein von der Rückbildung verschonten Knospen. Diese kommen dadurch zu stande, daß bei der Verschmelzung Knospen gleichsam irrtümlich, sei es auf halbem Wege, sei es gar an Ort und Stelle liegen bleiben und daß bei der Reduktion einzelne ihrem Schicksal entgehen. Diesen primär entstandenen Nebenkörperchen schließen sich die sekundär gebildeten, die durch Abspaltung vom bereits fertigen Hauptkörper infolge des Einwirkens dritter Gewalten ihren Ursprung nehmen, als dritte Gruppe an. Die Verschmelzung einerseits, die Verkümmerung anderseits wird je nach ihrem Grade kompensiert: jene bedingt an sich auf Kosten der Länge eine Vergrößerung in den übrigen Dimensionen, für diese tritt eine gesteigerte Wachstumsintensität ein.

Die sekundären Modifikationen sind es, die zu den großen Form- und Lageverschiedenheiten der Zwischenniere und so mittelbar auch der Nebenniere im Wirbeltierreiche führen: denn immer giebt die Zwischenniere dem morphologischen Aeußeren der Nebenniere das charakteristische Gepräge. Sie sind es, die die wesentlich überall gleiche Ausgangsform in das wechselvolle Gestaltenbild beim erwachsenen Wirbeltiere umprägen.

Die Histiogenese des Zwischennierensystems.

Die Histiogenese der Zwischenniere schließt die Entwickelung ab, indem sie Anordnung und Bau der embryonalen Elemente durch histiologische und cytologische Umbildungen zur specifischen Struktur umgestaltet. Histiogenetische Veränderungen greifen recht frühzeitig in den Verlauf der Organbildungsprozesse ein: je einfacher der Aufbau, je niedriger die Wirbeltierklasse, desto zeitiger beginnen sie, desto früher sind sie vollendet. Bei den verwickelteren Vorgängen in den höheren Klassen, bei denen in den Rahmen der Histiogenese die Bildung der Nebenniere fällt, beginnen sie später und ziehen sich durch einen längeren Zeitraum hin.

Die Art und Weise der histologischen Umbildungen, die einerseits die Ausarbeitung der Gewebeform, anderseits und im engsten Zusammenhange damit die Entwickelung des Stützgerüstes und der von diesem getragenen Gefäß- und Nerveneinrichtungen zu leisten haben, läßt sich schwer in allgemeine Formeln bringen, da hier alsbald die Eigenart jeder einzelnen Tierklasse in die Erscheinung tritt. Außerdem sind wir über die meisten Einzelheiten des Herganges sehr schlecht unterrichtet. Das Gleiche gilt von den cytologischen Wandlungen, die wesentlich im Auftreten der verschiedenartigen Zelleneinschlüsse bestehen: Art, Zeit und Ablauf dieser Erscheinungen können nur Gegenstand der Einzelbetrachtung sein.

2. Allgemeine Entwickelungsgeschichte des phäochromen Systems.

Der allgemeinen Entwickelungsgeschichte der phäochromen Körperchen muß noch heute das Wort BALFOUR's (1877 A. L. III[3], p. 699) vorangestellt werden: „The embryological part of my researches on these bodies is in reality an investigation of the later development of the sympathetic ganglia". Diese Erkenntnis setzt die in der That absonderliche Entstehungsart in hellste Licht, die sich dem Plan einer nach den üblichen Einteilungsregeln gegliederten Darstellung nicht recht fügen will: Die Organogenese des phäochromen Systems ist nichts anderes als die Histiogenese eines bestimmten Sympathicusabschnittes. Daher sich denn die Betrachtung besser

den natürlichen Verhältnissen anpaßt, wenn sie die genannten Ausdrücke allein auf den Sympathicus im ganzen anwendet, für das phäochrome System im besonderen aber vermeidet. Zwar durchläuft der Werdegang in der That zwei wohlgekennzeichnete Entwickelungsstufen: die erste Phase umfaßt die Anlage des phäochromen Systems oder die Aussonderung aus dem Gefüge des Sympathicus, die zweite die gewebliche Ausgestaltung, insbesondere das Erscheinen der specifischen Phäochromreaktion.

Die Aussonderung aus dem Sympathicus kann aber nicht allgemein als ein Akt der Organogenese bezeichnet werden, da sie nicht immer mit der Gestaltung besonders geformter selbständiger Organgebilde einherzugehen braucht. Vielmehr vollzieht sie sich ihrem Wesen nach histiologisch, derart, daß die bis dahin gleich gestalteten Zellen der Anlage (sympathische Bildungszellen — Wiesel 1902) einen verschiedenen Entwickelungsgang einschlagen. Diese gemeinsame Ausgangsform, die gemeinsamen Ahnen der echten sympathischen Nervenzellen einerseits und der phäochromen Elemente andererseits, sollen als Sympathogonien bezeichnet werden.

Die Sympathogonien wandeln sich nicht unmittelbar in die Zellen der beiden Tochtergewebe um, sondern es treten wohlunterscheidbare Zwischengestalten auf: 1) die Vorform der sympathischen Nervenzellen und 2) die der phäochromen Zellen oder Phäochromocyten: jene sollen als Sympathoblasten von diesen, den Phäochromoblasten unterschieden werden[1]; der Stammbaum dieser Zellenarten gliedert sich demnach folgendermaßen:

Sympathicus		Sympathisches Nervensystem	Phäochromes System
Histiogenese:	Zweite Phase	Sympathische Ganglienzelle	Phäochromocyte
	Erste Phase	Sympathoblast	Phäochromoblast
Organogenese:		Sympathogonie	

Abweichungen von diesem Entwickelungswege mögen unter abnormen, z. B. pathologischen, Umständen oder bei der Regeneration vorkommen, derart, daß direkte Uebergangsformen auftreten (Braun 1882, H. Rabl 1891, Pfaundler 1892, Wiesel 1903), jedenfalls ist er auf Grund der Ergebnisse in allen Wirbeltierklassen für die Ontogenese als der regelmäßige anzusehen.

Die gewebliche Umgestaltung der Sympathogonienmasse kann syntopisch unter recht verschiedenartigen Bildern ablaufen. Erstens kann überhaupt jede örtliche Scheidung völlig unterbleiben: die eine Zelle wird zum Sympathoblasten, die Nachbarzelle zum Phäochromo-

1) Soulié (1903) hatte die Uebergangsform zu den phäochromen Elementen als „cellules parasympathiques“ bezeichnet, doch hatte Kohn (1903) diesen Namen als Synonym mit „chromaffin“ benutzt. Ueberdies bringt er den Zwischenformcharakter dieser Zellenart nicht zum Ausdruck.

blasten, ohne daß eine topographische Regelmäßigkeit zum Ausdruck käme. Zweitens können jedesmal bestimmte Abschnitte der einheitlichen Anlage den einen, der Rest den anderen Entwickelungsgang einschlagen, so daß ohne Lageveränderungen der Anlagezellen eine bestimmte syntopische Beziehung der beiden Territorien zueinander die Folge ist. Drittens endlich können sich die Stammformen der beiden Zellenarten auch örtlich voneinander trennen, so daß sich die beiden Tochtergewebe auf gesonderte Körperchen verteilen: und dieser Fall gemahnt allein im Grunde an Vorgänge organogenetischer Art. Die Bildung einer „Nebenniere" geht naturgemäß stets unter Erscheinungen des dritten Scheidungsmodus vor sich. Niemals aber kommt, auch bei der dritten Trennungsweise, eine volkommen durchgreifende Sonderung zu stande, sondern es ist die dauernde Untermischung beider Zellenarten, wenn auch in sehr verschiedenen Zahlenverhältnissen, durchaus die Regel: wie denn auch namentlich bei den höheren Wirbeltieren alle drei Sonderungsarten nebeneinander vorkommen. Die geringe Neigung zur Selbständigkeit ist für die Organe des phäochromen Systems ganz allgemein charakteristisch: sei es, daß sie sich überhaupt aus dem Verbande ihres Stammgewebes nicht lösen, sei es, daß sie nach vollzogener Scheidung nur in seltenen Fällen oder nicht auf die Dauer eine autonome Existenz führen (ZUCKERKANDL'sche Nebenkörper des Sympathicus 1901) oder sich alsbald anderen heterogenen Geweben angliedern (Nebenniere, Carotidendrüse). Eine allgemeine Angabe über den Zeitpunkt der histiologischen Trennung, die den Entstehungsbeginn des phäochromen Systems bezeichnet, ist in absoluter Form unzulässig: relativ zum Anfange der Zwischennierenbildung fällt sie in eine sehr späte Entwickelungsperiode, wie es dem Charakter eines histiogenetischen Vorganges auch vollkommen angemessen ist. Vollends die zweite Phase der Entwickelung des Systems, die Umwandlung des Phäochromoblasten in eine phäochrome Zelle, ist einer der letzten Wandlungsprozesse im Tierkörper, der zuweilen schon in einen postfötalen Lebensabschnitt fällt.

3. Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Nebenniere.

Mit der geweblichen Ausgestaltung ist der Werdegang des Zwischennieren- und des phäochromen Systems abgeschlossen, soweit sie dauernd im Zustande der Unabhängigkeit voneinander verharren: dies trifft bei den Cyclostomen und Fischen für die Gesamtheit, bei den Amphibien und Amnioten aber nur für einen geringen Bruchteil beider Systeme zu: die Hauptmassen gehen hier in einem dritten Akte der Bildungsgeschichte weiteren Umgestaltungen entgegen: sie verschmelzen im Rahmen der histiogenetischen Prozesse zu einer höheren organischen Einheit: der Nebenniere. Beide erleiden hierbei bestimmte Umgestaltungen, vermutlich infolge der gegenseitigen Beeinflussung: stets ist es indessen der Zwischennierenanteil, der dem neuen Organe sein eigenartiges Gepräge verleiht, mag es sich nun um die Gesamtform oder um die innere Anordnung der Gewebe, mag es sich um Klassen-, Ordnungs-, Gattungs- oder Artcharaktere handeln. Je nachdem daher der Zwischennierenanteil seine Diskontinuität bewahrt oder zum größeren oder geringeren Teile einbüßt, ergeben sich verschiedene Typen der Gesamtgestalt der Nebenniere. Es kommt entweder zur Bildung eines Nebennierensystems, d. h. einer Reihe einzelner Nebennierenabschnitte, die sich über einen verhältnis-

mäßig großen Bezirk des Körpers verteilen, oder es entsteht ein einheitliches Organgebilde, das nur einen sehr bescheidenen Raum des Tierleibes einnimmt. Naturgemäß können die näheren Einzelheiten der Ausgestaltung zu der für Klasse oder Ordnung eigenartigen Anordnung erst im speciellen Teile ihre Darstellung finden.

Geschichtliches.

Wie fast alle leitenden Gedanken der Betrachtung, so läßt sich schon der erste Hauptsatz, der Ausgangspunkt der gesamten Auffassung der Nebenniere als eines komplexen Organs, mit zahlreichen und gewichtigen Stimmen aus der Litteratur bekämpfen. Er steht in schärfstem Gegensatze zur Theorie der homogenetischen Bildungsweise, zur monistischen Auffassung des Organs als eines einheitlichen Körpers und entscheidet die Grundfrage: entstammen die phäochrome und die Zwischennierenzelle einer und derselben Anlage, oder liefern zwei verschiedene Keimbezirke die beiden Gewebearten? im Sinne der heterogenetischen Entstehungsart, der dualistischen Betrachtungsweise. Soulié (1903) hat in einer Tabelle die verschiedene Auffassung der Beobachter übersichtlich zusammengestellt: sie folgt hier mit einigen Veränderungen und Zusätzen. Nicht ganz sicher zu klassificierende Ansichten sind mit einem Fragezeichen versehen worden.

Es beschreiben[1]) einen

I. homogenetischen Ursprung	
1) einheitlicher Art	
A. aus dem Stützgewebe:	Valentin (1835 A.L.II, M), Rathke (1839, R), Goodsir (1846, M), Gray (1852, M), Sedgwick (1880, Av), Gottschau (1883, M).
B. aus dem Epithel:	
a) des Cöloms:	Valenti (1889, 1889*, 1893, M, Av), Roud (1903, M).
b) der Keimleiste:	Janosik (1883, 1890, M, Av), v. Mihalcovics (1885, M, Av, R).
c) der Harndrüsen:	
α) der Vorniere:	Minervini (? 1904, Av).
β) der Urniere:	Burdach (1828, M), Arnold (1831, M), Bischoff (1842 A. L. II, M), His (1868 A. L. III[9], Av), Waldeyer (1870, Av, R), Aichel (1900, M), Haller 1901, P).
C. aus dem Sympathicus:	O. Schultze (1897 A. L. II, M).
2) doppelter Art	
A. aus dem Stützgewebe:	v. Brunn (1872, M, Av).
B. aus dem Epithel der Urniere:	Aichel (1900, P).
II. heterogenetischen Ursprung	
1) des Zwischennierensystems	
A. aus dem Stützgewebe:	Remak (1855 A. L. III[9], 1857, Av), Balfour (1877, 1878 A. L. III[3], P), v. Kölliker (1879 A. L. II, M), Braun (1879, 1882, R), Mitsukuri (1882, M), Minot (1894 A. L. II, M), Atkinson (1901, M), Giacomini (1903, C), Loisel (? 1904, Av).
B. aus dem Epithel:	
a) des Cöloms:	van Wijhe (1889, P), Inaba (1891, M), Fusari (1890, 1892, 1892*, 1893, M, Av), C. Rabl (1896, P), Srdinko (1900, Am, 1903, P), Brauer (1900, 1902, Am), Wiesel (1900, 1902, M), Keibel (1903, 1904, M), Soulié (1903, M, Av, R, Am), Poll (1903, P, 1904, R, Am, C).
b) der Harndrüsen:	
α) der Vorniere:	Semon (1890, 1891, Am), H. Rabl (1891, Av).
β) der Urniere:	Weldon (1885, Av, R, P), Semon (1887, Av), C. K. Hoffmann (1889, Am, 1892, Av, 1900, P, 1902 Am), Huot (1898, 1902 P).

1) Die Abkürzungen C(yclostomen), P(isces), Am(phibia), R(eptilia), Av(es), M(ammalia) bezeichnen die Untersuchungsobjekte der einzelnen Beobachter.

2) des **phäochromen Systems**:

A. aus dem Stützgewebe: SEMPER (1895, P).

B. aus dem Sympathicus: REMAK (1857, Av), BALFOUR (1877, 1878 A. L. III[3], P), v. KÖLLIKER (1879 A. L. II, M), BRAUN (1879, 1882, R), MITSUKURI (1882, M), VAN WIJHE (1889, P), C. K. HOFFMANN (1889, M, 1892, Av, 1900, P, 1902, Am), INABA (1891, M), H. RABL (1891, Av), FUSARI (1890, 1892, 1892*, 1893, M, Av), MINOT (1894, M), C. RABL (1896, P), SRDINKO (1900, Am, 1903, P), BRAUER (1900, 1903, Am), WIESEL (1900, 1902, M), KEIBEL (1903, 1904, M), SOULIÉ (1903, M, Av, R, Am).

Eine lange Reihe und nicht die geringsten Autoren (I [1]) waren für die einheitliche Entstehung eingetreten, sei es aus dem Stützgewebe (I [1] A), sei es aus epithelialen Quellen (I [1] B und C), andere nahmen zwar einen zwiefachen, digenetischen Ursprung, aber aus dem gleichen Muttergewebe an (I [2]). Die Erkenntnis einer durchaus heterogenetischen Bildungsweise mußte erst durch mühevolle Arbeit immer von neuem gegen hartnäckige, bis in die jüngste Zeit fortdauernde Angriffe verteidigt werden, die sich nicht zum kleinsten Teile auf die immer wieder auftauchenden „Uebergangszellen" zwischen Rinden- und Markelementen zu stützen versuchten. Nachdem die durch irrtümliche Deutung älterer Stadien bedingte Vorstellung der Beobachter über die Entstehung der Anlagen aus dem embryonalen Stützgewebe (Mesoderm, Mesoblast, Mesenchym — II [1] A, II [2] A) überwunden war, drehte sich der Streit wesentlich um die Frage, ob die Zwischenniere als ein direkter Abkömmling des mittleren Keimblattes oder als Umbildungsprodukt eines Teiles des Urogenitalapparates anzusehen sei: so suchten Beobachtung und Deutung die embryonalen Harndrüsen (II [1] Bb, α und β), die Vorniere, hauptsächlich aber die Urniere und die Geschlechtsdrüsen mit dem werdenden interrenalen Körper genetisch zu verknüpfen. **Mit aller wünschenswerten naturwissenschaftlichen Sicherheit ist diese Frage für die Vertreter aller Wirbeltierklassen gelöst in dem Sinne eines selbständigen, unabhängigen mesodermalen Ursprungs der Zwischenniere als eines autonomen Organs sui generis** (II[1] B, a). **Ebenso ist die Abstammung des phäochromen Systems vom Sympathicus** durch sorgfältige und zahlreiche Arbeiten (II[2] B) **für alle Wirbeltiere mit Ausnahme der darauf noch nicht untersuchten Cyclostomen nachgewiesen und die monistische Auffassung somit nicht mehr haltbar.**

Die Anwendung der Begriffe und Bezeichnungen „Zwischennierensystem, phäochromes System, Nebenniere" bedarf einiger rechtfertigender Worte. GIACOMINI (1902*) hat zuerst ausdrücklich von einem „Nebennierensystem" — sistema delle capsule surrenali — gesprochen und unter diesem Namen die beiden Organreihen begriffen, die sich an der Nebennierenbildung beteiligen. Will man den durchaus angebrachten Ausdruck „System" als Zusammenfassung einer Vielzahl zu einer höheren Einheit beibehalten, so ergiebt sich die Notwendigkeit, zwei derartige Systeme aufzustellen, da wir gewöhnt sind, nur gleichartige Gebilde als System zusammenzufassen (Nervensystem, Knochensystem, Muskelsystem, Gefäßsystem), beide Nebennierensysteme zusammen würden dann den Nebennierenapparat zusammensetzen. So trefflich ferner der Name Interrenalorgan oder Zwischenniere sowohl für die Verhältnisse des Embryo wie des Erwachsenen paßt, da in der weitaus überwiegenden Anzahl der Fälle die Körperchen von den Harndrüsen eingesäumt werden, so irreführend ist — besonders auch mit Rücksicht auf die internationale Verwendbarkeit — der Ausdruck Suprarenalsystem. Es ist daher die Bezeichnung phäochromes System nach der Eigenart des Organgewebes vorgezogen worden. — Der Begriff „Nebenniere" endlich ist in dem einzigen Sinne verwandt, in dem dieser unentbehrliche Name überhaupt noch einen Sinn hat. KOHN (1898) hat versucht, aus dem Begriffe Nebenniere das phäochrome Gewebe gänzlich auszuschalten, und bezeichnet als Nebenniere lediglich den hier unter dem Namen Zwischenniere eingeführten Teil der Systeme. Diese Neuerung giebt ohne zureichenden Grund die bewährte und eingebürgerte Definition des Ausdruckes „Nebenniere" auf. Die phylogenetisch wie ontogenetisch in überaus deutlicher Weise hervorgetretene Neigung, die Verbindung bestimmter Teile beider Systeme zu einer neuen organischen Einheit immer umfangreicher und immer inniger zu gestalten, berechtigt, ja zwingt die Darstellung dazu, diese Einheit mit einem besonderen Namen auszuzeichnen. Und die Vereinigung „lokal, genetisch, morphologisch und jedenfalls auch physiologisch vollkommen voneinander getrennter Gebilde" (KOHN 1898, p. 303) steht doch in der Ontogenese nicht vereinzelt da. KOHN's Meinung (1898),

daß das phäochrome Gewebe dauernd dem sympathischen Systeme zuzurechnen sei, setzt die doch unbestritten eingetretene gewebliche Sonderung zwischen beiden genetisch verbundenen Geweben völlig hintan, ebensowenig ginge es an, die Neuroglia dauernd dem specifisch nervösen Gewebe zuzurechnen, wenngleich sie mit diesem unstreitig die Abstammung teilt. Ganz abgesehen davon, daß im phäochromen System doch teilweise nicht nur eine gewebliche, sondern auch eine grobe örtliche Scheidung stattfindet, vorzüglich gerade in dem für die Bildung der Nebenniere bestimmten Abschnitte, ist die Frage, ob nicht durch die Verbindung beider Gewebe dem Organ neue funktionelle Aufgaben erwachsen, weder im bejahenden noch verneinenden Sinne entschieden, und jedenfalls kann der Ausdruck „Nebenniere" nicht in diesem neuen Sinne gebraucht werden, ohne arge Verwirrung hervorzubringen; soll der Standpunkt, wie ihn Kohn vertritt, besonders eindringlich hervorgehoben werden, so muß von einer „Zwischenniere" oder einem „Interrenalorgan" gesprochen werden. Andererseits darf die Betonung der phyletischen Zukunft beider Nebennierensysteme nicht so weit gehen, daß bei den Cyclostomen und den Fischen von Rindenkörperchen, von Marksubstanz der Nebenniere gehandelt wird: denn einmal sind, wie schon oben ausgeführt wurde, die entsprechenden Begriffe schon ihrem Umfange im System nach nicht identisch, da nur ja ein kleiner Teil des phäochromen Gewebes zu Marksubstanz wird, andererseits kann, sofern Worte einigermaßen Sinn haben sollen, nicht von Teilen — wie Rinde und Mark — die Rede sein, wenn das Ganze — die Nebenniere — überhaupt bei dem betreffenden Tier nicht existiert.

Im einzelnen bedarf die allgemeine Entwickelungsgeschichte der historisch kritischen Beleuchtung aus dem Grunde nicht, da sie noch nicht in dieser Form dargestellt ist. Nur drei Punkte, die den Ort, die Art der ersten Anlage und die Rückbildung betreffen, erfordern einige geschichtliche Andeutungen. Soulié (1903) hatte den Ort der ersten Anlage als „Zone surrénale" — Nebennierenzone — von der „Zone génitale" des Cölomepithels abgegrenzt und beschrieben; es ist nur folgerichtig, auch hier den entwickelungsgeschichtlichen Begriff in seine beiden Komponenten aufzulösen und von einer „Zona interrenalis" — Zwischennierenzone — zu sprechen. In dieser Zwischennierenzone entstehen nun, wie Soulié ganz allgemein betont hat, Zwischennierenknospen, und dort, wo zusammenhängende einheitliche — diffuse nennt sie Soulié — Wucherungsbilder vorkommen, entstehen diese mit verschwindenden Ausnahmen, die eine eingehendere Untersuchung vielleicht auch noch beseitigt, nachträglich durch Verschmelzung. — Nicht alle Knospen endlich gehen in den dauernden Besitzstand des Tierleibes über: Spuren und Andeutungen dieses wichtigsten Vorganges der Ontogenese hatte schon Balfour (1877, 1878) beobachtet, er fand bei Selachiern den werdenden Zwischennierenstrang an seinem Kopfende weniger scharf von seiner Umgebung abgesetzt, als am distalen Ende; van Wijhe (1889) und C. K. Hoffmann (1890) lassen den gesamten proximalen, dieser auch einen kaudalen Teil der Anlage der Auflösung verfallen. Hoffmann war überhaupt der erste, der in seiner Arbeit über die Entwickelung der Urogenitalorgane bei den Reptilien (1889) von einer embryologischen Reduktion der Nebenniere sprach; als einen Grundzug des gesamten Werdeganges hat er diese Vorstellung aber nicht erkannt, bekämpft er doch gerade (1900) die Homologie der Zwischenniere der Selachier und der „Rinde der Nebenniere" bei den höheren Vertebraten mit dem Hinweise auf die verschiedene Lage der Organe, die doch durch das verschiedene Wirken der Reduktion aufs klarste aus der gemeinsamen Stammform abzuleiten ist. Als zweiter ist Valenti (1889) zu nennen, der ähnliche Erwägungen anstellt: aus einer Vielzahl von Proliferationsherden im Cölomepithel trifft ein Paar die Aufgabe, die „Rinde der Nebenniere" zu bilden, während der Regel nach die anderen schwinden und unter Umständen vielleicht accessorischen Rindenkörperchen den Ursprung geben: es sind wichtige Gedanken, aber keine Beweise, Beobachtungen und Abbildungen, die der italienische Forscher ins Feld führt.

Um die geistvolle Hypothese Giacomini's (1902*, s. p. 458) auf eine naturwissenschaftlich sichere Grundlage zu stellen, ist, wie dieser Autor auch mit Recht hervorhebt, die embryologische Erforschung der einzige gangbare Weg, und in der That ergänzt die vergleichende Entwickelungsgeschichte aufs trefflichste die Lücken, die die vergleichend-anatomische Beobachtung ließ, und die man mit theoretischen Erwägungen auszufüllen gezwungen war. Die Bildung zahlreicher gesonderter Knospen im Cölomepithel der Zwischennierenzone, die sich ablösen, teils zu Grunde gehen, teils für sich allein wachsen, teils miteinander verschmelzen und die charakteristischen „lipoiden", fettähnlichen Paraplasmakörnchen abscheiden auf der einen Seite; auf der

anderen die Ablösung bestimmter Zellengruppen aus dem Gefüge der sympathischen Ganglienanlagen, die später die charakteristischen Phäochromkörnchen in ihrem Körper bilden, teilweise ebenfalls gesondert bleiben, teils sich immer inniger und inniger bestimmten Teilen des Zwischennierensystems anschließen: diese beiden Beobachtungen bilden die einfachen Grundthatsachen, die den Formenreichtum der Wirbeltiernebennierensysteme in einfachster, durchsichtigster Art und Weise auf die Anfänge in Form einer Doppelreihe unabhängiger, selbständiger Interrenal- und Phäochromkörperchen zurückführen lassen.

Specielle Entwickelungsgeschichte der Nebennierensysteme.

I. Das Zwischennierensystem.

Die Organogenese des Zwischennierensystems der Anamnier.

1. Cyclostomen.

Die ersten Spuren des Interrenalsystems, die ersten Zwischennierenknospen, zeigen sich bei Larven von Petromyzon fluviatilis, die eine Länge von etwa 6—7 mm und ein Alter von 21—24 Tagen erreicht haben.

Dieser Zeitpunkt fällt mit der vollendeten Ausbildung der Vorniere zusammen, deren Zellen nur noch spärliche Dotterelemente einschließen. Eine Urniere ist noch nicht entwickelt, die Keimzellen sind deutlich erkennbar. Das Ohrbläschen hat noch völlig seine primitive Gestalt bewahrt, das Auge liegt als sehr kleiner Becher mit pigmentiertem Außenblatt und einer Linsenanlage im Innern unter der Haut. Die sieben Visceraltaschen sind alle durchgebrochen, und der Darm ist bis auf etwa sein letztes Fünftel dotterfrei. Bei Larven, deren 6. und 7. oder deren 7. Schlundtasche noch nicht durchgängig, der Darm in seiner hinteren Hälfte lichtungslos ist und Dotterkügelchen noch die Vornierenzellen dicht erfüllen, sucht man vergebens nach Zwischennierenknospen.

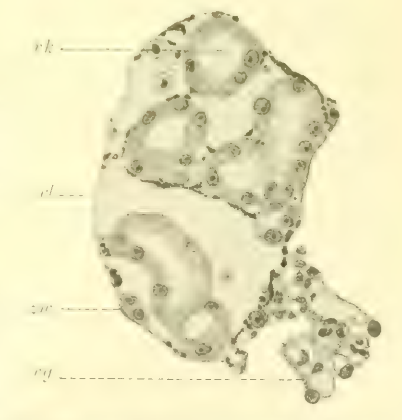


Fig. 287. Schnitt durch die Vornierengegend einer 7 mm langen Larve von Petromyzon fluviatilis. *zw* Zwischennierenknospe im Cölomepithel (*cl*). *vk* Vornierenkanälchen. *vg* Glomus der Vorniere.

Diese finden sich im distalen Abschnitte der Vornierengegend von der Höhe des Glomus an kaudalwärts bis zum Ende des Pronephros, entsprechend dem Bereiche der Spinalknoten sechs bis acht; hier wird die scharfe, zarte Endothelkontur der Auskleidung des Cöloms stellenweise, nicht eben häufig, etwa sechs- bis siebenmal und an nicht genau bestimmten Punkten, bald auf dem lateralen, bald auf dem medialen Abhange der Vornierenfalte unterbrochen: die feine Linie geht kontinuierlich in eine kleine Anschwellung über, die zuweilen nur aus zwei (Fig. 287 *zw*), meist aber aus sehr viel mehr Elementen epithelialen Charakters besteht. Zellengrenzen sind in der Regel nicht zu erkennen, der Zellenkörper ist sehr fein und dicht gekörnt und enthält stets einige, durch Behandlung mit osmiumhaltigen Flüssigkeiten (Hermann's

Lösung) schwärzbare, körnige Einschlüsse, die sich bei der Behandlung mit Alkohol, Chloroform und anderen Agentien ohne vorhergehende Osmierung lösen und dann in Form von Vakuolen die Spuren ihres Daseins hinterlassen (Fig. 287, 288, 289). Der osmiumgeschwärzte Inhalt zeigt auf den ersten Blick bereits durch die eigentümlich dunkelschwarzgraue Farbtönung seine Eigenart gegenüber den grünlichschwarzbraunen, sehr viel feineren Pigmentkörnchen und dem in der Nähe gleichzeitig vorkommenden Fette, das in Form sehr viel größerer, tief sammetschwarzer Tropfen auftritt. Bei weitem schneller als das Fett lösen sich die lipoiden Körnchen in warmem Xylol, während hierbei

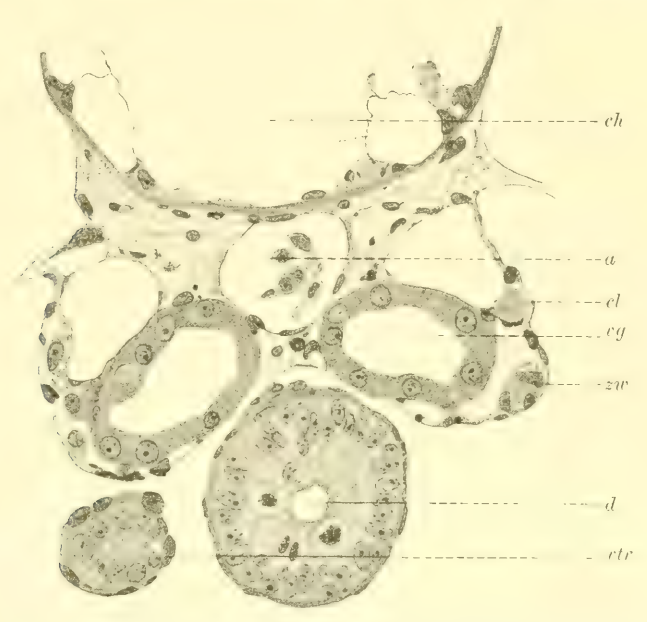


Fig. 288. Schnitt durch die Vornierengegend einer 6 mm langen Larve von Petromyzon fluviatilis. Zwischennierenknospe (*zw*) im Begriffe, sich vom Cölomepithel (*cl*) abzulösen. *a* Aorta. *ch* Chorda. *d* Darm. *vg* Vornierengang. *vtr* Vornierentrichter.

das Pigment natürlich vollkommen unverändert erhalten bleibt, sehr viel schneller als Fett und Pigment bleichen die Granula in Wasserstoffsuperoxyd.

Die Ablösung der Knospen beginnt bereits bei Larven, die die eben beschriebenen an Länge und Alter nicht wesentlich übertreffen, man sieht die Zellenhaufen dann nur noch stellenweise in Verbindung mit dem Epithel (Fig. 288), also im Begriffe, sich von ihm zu trennen. Nicht immer ist dieser Vorgang mit einer Entfernung vom Mutterboden verbunden, denn oft liegen viel zellenreichere, ältere Körperchen (Fig. 289) noch in innigster Berührung mit der Peritonealfläche, und doch ist an den Endothelkernen, die ihren Grenzumfang bezeichnen, die vollzogene Ablösung leicht zu erkennen.

Mit diesem Stadium von etwa 9 mm Länge bei Larven, die sich von den jüngsten, oben beschriebenen nur dadurch unterscheiden, daß keine Dotterelemente mehr in den Zellen vorhanden sind, daß sich die ersten Anfänge der Mesonephrosentwickelung, vielleicht die frühesten

Spuren von Differenzierungsvorgängen im Ohrbläschen zeigen, schließt die Entwickelungsreihe ab, in der sich die Geschichte der Zwischenniere bisher hat verfolgen lassen. Larven der nächstfolgenden Stadien waren weder durch künstliche Aufzucht noch durch Fang in der Natur zu erhalten: die jüngsten Ammocöten, die zu erlangen waren, maßen etwa 35—40 mm und entsprachen im Bau ihres Zwischennierensystems völlig dem des erwachsenen Neunauges, wie ihn GIACOMINI (1902) bereits in seiner ersten Mitteilung über die Entdeckung der „Nebenniere" bei den Cyclostomen angegeben hat. Nur werden nach seiner Schilderung, die die Untersuchung eines jeden Querders vollauf bestätigt, die Interrenalkörperchen mit dem Heranwachsen der Larve immer deutlicher; bei Ammocöten kurz vor der Metamorphose liegen sie in Form kleiner Läppchen in der Wand der Kardinalvenen, der ventralen Aortawand, vorn auch im ventralen Umfange der Arteria coeliaca zerstreut. Von den an gleicher Stelle vorkommenden „Markzellen", d. h. den phäochromen Elementen, sind sie auch ohne Hilfe der die Läppchen umhüllenden Membran vermöge ihrer Eigenart leicht und deutlich zu trennen. Ihresgleichen finden sich des weiteren in der Vorniere der Larven, zwischen den Harnkanälchen liegen Läppchen und solide Stränge von Epithelzellen verschiedenster Form, von cylindrisch-prismatischer oder polyedrischer, zuweilen auch spindelförmiger Gestalt, teils an der Oberfläche, teils in der Tiefe, umgeben von einer Membrana propria. Sie enthalten keine Lichtung, sie besitzen keine genetischen Beziehungen zu den Harnkanälchen, sie bleiben liegen, so wie sie sind, während die Tubuli der Vorniere zu Grunde gehen. In diesen Stadien liegt somit nicht allein die Organogenese, sondern auch die Histiogenese der Systeme vollendet vor.



Fig. 289. Schnitt durch die Vorniere einer 8 mm langen Larve von Petromyzon fluviatilis. Zwischennierenanlage (*zw*) vom Cölomepithel (*cl*) abgelöst. *ecl* Endothelkern des Cölomepithels. *vk* Vornierenkanälchen.

Mangels genauer embryologischer Beobachtungen spricht sich GIACOMINI (1902) unter allem Vorbehalt und vermutungsweise über die Herkunft dieser Gebilde aus: Interrenal- und Suprarenalzellen hält er für dem Wesen nach verschiedene Gebilde, die nicht voneinander abstammen, die ohne Uebergangsformen nebeneinander vorkommen, bei dem erwachsenen Tiere, wie auch bei der Larve. Für die Herkunft des Interrenalorganes ist GIACOMINI geneigt, jede genetische Beziehung zum Exkretionsapparat und zum Cölomepithel abzulehnen: trotz des durchaus epithelialen Eindruckes, den das Aussehen der Zellenhaufen erweckt, nimmt er einen „mesenchy-

malen" Ursprung, eine Abkunft von dem perivasalen Bindegewebe der Venen an. Die mitgeteilten Beobachtungen an so viel jüngeren Embryonen zeigen, wie berechtigt Giacomini's Zweifel an der Endgiltigkeit dieser Ansichten waren. Doch darf nicht unterlassen werden, hier ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß die leider vorläufig nicht auszufüllende Lücke in der Untersuchungreihe ein im naturwissenschaftlichen Sinne gesichertes Urteil nicht gestattet. Allerdings läßt der Vergleich der Fig. 289 mit der Fig. 282 ohne weiteres die überaus deutlich hervortretende Aehnlichkeit der dargestellten Zwischennierenkörperchen nicht verkennen. Eine höchst bedauerliche Folge dieser Lücke ist des weiteren die Unmöglichkeit, sich eine Anschauung über die Entstehung der übrigen Abschnitte des Systems zu bilden, von denen bei den ältesten der jungen Larven noch keine Spur zu erkennen gelingen wollte; ebenso über die Fragen der sekundären Modifikationen, der Verschmelzung und der ontogenetischen Rückbildung.

Der Vornierenteil des Systems aber, für sich betrachtet, gestattet immerhin eine Anzahl von sicheren Erhebungen: zunächst kann der Ursprung aus einer Zellenvermehrung des Cölomepithels als bewiesen angenommen werden. Zweitens ist jede strenge Gliederung der Knospenfolge schon bei der ersten Entstehung mit Sicherheit auszuschließen. Drittens erstreckt sich der Bereich der Knospenzone in zwei Richtungen hinaus über die Grenzen, auf die die Zwischennierenzone bei allen übrigen Wirbeltieren eingeengt erscheint: in der Richtung nach dem Kopfe zu hinaus über den Glomus der Vorniere, der sonst die unüberschrittene rostrale Schranke bildet, und in dem transversalen Sinne hinaus über die Ebene des Vornierenganges nach lateralwärts, während sich die Zwischennierenzone sonst stets den Einrichtungen des exkretorischen Apparates medialwärts angliedert und niemals diese seitliche Grenze überschreitet. — Endlich ergiebt auch die Beachtung der zeitlichen Umstände einiges Bemerkenswerte. In dem Stadium, da die Knospung am Cölomepithel beginnt, sind die Organe noch nicht sehr weit in ihrer Ausbildung fortgeschritten, nur Kiemen und Vorniere stehen schon auf einer höheren Stufe der Vollendung. Die Sinnesorgane sind aber noch nicht differenziert — für das Auge muß hier allerdings auf die Verkümmerung beim Querder hingewiesen werden. Die Zellen sind noch stark dotterhaltig, der Darm z. T. noch mit Dotterkörnchen vollgepfropft. Von der U r n i e r e ist noch k e i n e S p u r vorhanden: ihre Anlage wird, wie die Keimdrüse, erst auf den Entwickelungsstufen kenntlich, bei denen wenigstens im Pronephros die Zwischenniereninseln schon recht gut ausgebildet sind. Bereits auf diesen frühesten Stadien schließen die Zellen lipoide Körnchen ein, die sie vor allen übrigen Elementen als etwas Besonderes kennzeichnen: es fällt also hier der Beginn der Wucherung und der cytogenetischen Umbildung in die mit den charakteristischen paraplasmatischen Einschlüssen ausgestatteten Elemente zeitlich nahezu zusammen, während sich beim Aufsteigen in der Wirbeltierreihe die beiden Zeitpunkte immer weiter auseinanderschieben.

2. Fische.

Während von der embryologischen Erforschung der „Nebenniere" der Selachier durch Balfour (A. L. III[3] 1877, 1878) die grundlegende Neuordnung der Begriffe ausgegangen ist, die in ihrer Namengebung noch heute zum Teil an die anatomischen Verhältnisse bei dieser Tiergruppe anknüpft, liegt die Kenntnis der homologen Systeme bei den übrigen Ordnungen der Fische noch sehr im Argen, besonders da auch die vergleichend-anatomische Durcharbeitung hier noch wesentliche Lücken aufweist.

Selachier.

Ueber die Organogenese des Interrenalorganes liegen außer den Schriften BALFOUR's zahlreiche und eingehende Untersuchungen vor (WELDON 1885, VAN WIJHE 1889, C. RABL 1896, AICHEL 1900, C. K. HOFFMANN 1900, HALLER 1901, POLL 1903): nahezu ausschließlich waren aber die Haie (Pristiurus — WELDON, VAN WIJHE, C. RABL, AICHEL; Acanthias — C. K. HOFFMANN, HALLER; Scyllium, Spinax — POLL) Gegenstand der Beobachtung; nur in einer vorläufigen Mitteilung erwähnt AICHEL (1900) auch die erste Anlage bei einem Rochen (Torpedo).



Fig. 290. Schnitt durch einen 7,0 mm langen Embryo von Scyllium stellare. Zwischennierenknospe (*zw*) des Cölomepithels. *e* Epidermis. *ch* Chorda. *a* Aorta. *vg* Vornierengang. *mes* Radix mesenterii.

Der Beginn der ersten Phase der Organogenese fällt bei den Haien in eine sehr frühe Zeit: bei einem Embryo von 7 mm Länge, der etwa 50 Rumpfsomiten, eine noch nicht vom Ektoderm gelöste Linsenanlage, ein weit offenes Gehörgrübchen, zwei durchgebrochene, zwei scharf begrenzte Kiemenfurchen, eine ausgebildete Vorniere, aber noch keine Urniere besitzt, ragen an der dorsalen Kante der Gekrösewurzel rundliche, knopf- oder leistenförmige Verdickungen der Splanchnopleura in die zarte Stützgewebeplatte der Radix mesenterii hinein (Fig. 290 u. 291); sie liegen genau ventralwärts von der Stelle, an der die viscerale Seitenplatte, sich eng der ventrolateralen Aortenwand anschmiegend, dorso-lateralwärts umbiegt, um in die mediale Wand der Urwirbelkommunikation (Mittelplatte, Nephrotom, Mesomer) überzugehen, die noch als offener Spalt Myocöl und Splanchnocöl miteinander verbindet. Die Anlage ist kein einheitliches, zusammenhängendes Gebilde, sondern eine große Anzahl gesonderter Wucherungen verteilt sich unregelmäßig, bald dicht nebeneinander, bald durch größere Abstände getrennt, über den ganzen Rumpf des Tieres,

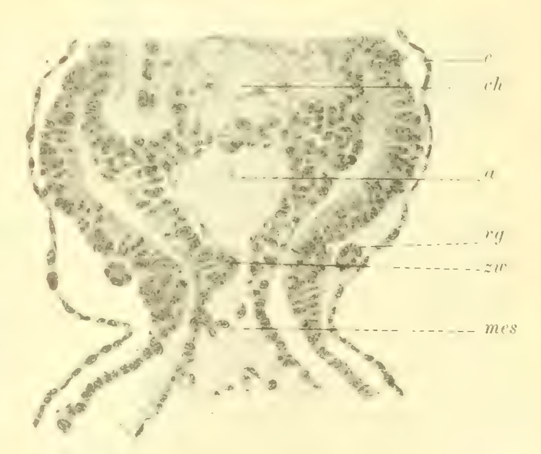


Fig. 291. Schnitt durch einen 7,5 mm langen Embryo von Scyllium stellare. Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel. Bezeichnungen wie in Fig. 290.

von dem Ende der Vornierengegend an bis zur Kloake hin. Kopfwärts nur wenige an der Zahl, sind sie in der Keimzellengegend am dichtesten gedrängt, etwas spärlicher wieder von deren Ende bis zum After hin. Unentschieden ist, ob die Bildung der einzelnen Vorsprünge an metamer geordneten Punkten beginnt, um dann alsbald auf die Zwischenstrecken überzugreifen, oder ob eine segmentale Ordnung



Fig. 292. Schnitt durch einen 7,0 mm langen Embryo von Scyllium stellare. Zellige Verbindung (*zw*) der beiderseitigen Zwischennierenknospen des Cölomepithels. *a* Aorta. *mes* Radix mesenterii. *vg* Vornierengang. *e* Epidermis.

von Anfang an nicht statthat: sicherlich aber muß diese hypothetische Metamerie, wenn sie überhaupt vorhanden ist, schnell und restlos schwinden. Nachgewiesenermaßen verwischt sich jedenfalls bei den Haien der antimere Bau der Zwischenniere unmittelbar nach dem Erscheinen der jüngsten Anlagen. Die proliferierenden Epithelfelder trennt nur die dünne Stützplatte der Gekrösewurzel voneinander: wenn sich daher beiderseits medialwärts gerichtete Zellenvorsprünge bilden, so stoßen sie alsbald in der Medianebene zusammen und verkleben zuerst punkt- oder linienförmig unmittelbar unter der ventralen Aortenwand miteinander, zunächst nur durch zarte protoplasmatische Fäden, dann durch Ketten von einzelnen Zellen (Fig. 292); endlich verschmelzen sie in ihrer ganzen Höhe zu einer dichten, festgefügten Epithelplatte (Fig. 293), in der das rechte und das linke Antimer nicht mehr zu sondern sind: aus der paarigen ist somit eine unpaare Anlage geworden. Diese Epithelbrücken, die sich quer über die Radix mesenterii hinüber- und herüberspannen, rücken im Laufe der Weiterentwickelung in kranio-kaudaler Richtung dicht aneinander, so etwa, wie die Querbalken eines Brückensteges; denn die Zellenwucherung greift auf die noch nicht proliferierenden Teile der dorsalen Kante der Splanchnopleura über, und Hand in Hand mit dieser Ausbreitung schreitet auch die Verschmelzung der Antimeren immer weiter

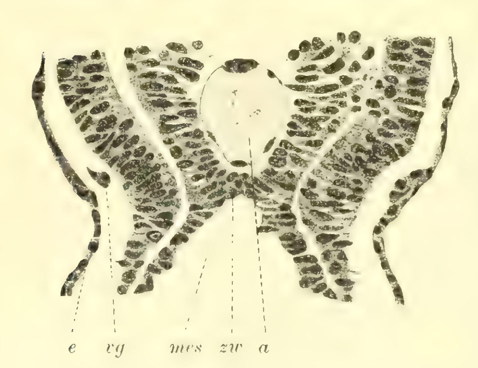


Fig. 293. Schnitt durch einen 7,0 mm langen Embryo von Scyllium stellare. Die beiderseitigen Zwischennierenknospen sind zu einer unpaaren Zellenplatte (*zw*) verschmolzen. Bezeichnungen wie in Fig. 292.

fort; die Lücken zwischen den einzelnen Anlagen werden enger, die Zahl der rein protoplasmatischen und der einzeilig-zelligen Verbindungen wird spärlicher, die festen Verschmelzungen mehren sich; die so entstandene dichtgefügte Epithelplatte wölbt sich infolge starker Zellenvermehrung über das Niveau des Leibeshöhlendaches empor: das Ergebnis der ersten Entwickelungsphase bildet somit ein zusammenhängender fester Zellenstab in der Wurzel des Gekröses, der, nahezu von gleichmäßigem Kaliber und rundlichem Querschnitte, fast den ganzen Rumpf des Fischchens durchzieht; bei einem Scylliumembryo von 10 mm Länge ist dieses Stadium erreicht (Fig. 294).

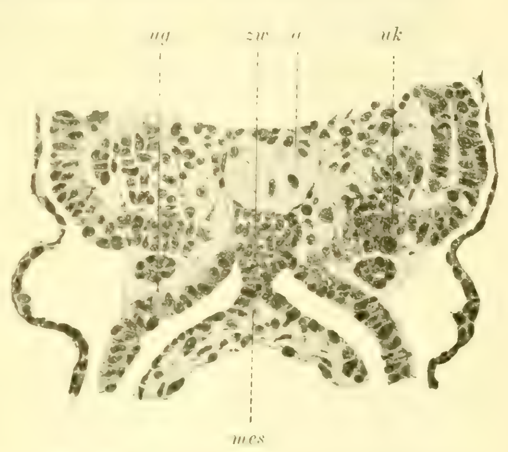


Fig. 294. Schnitt durch einen 10 mm langen Embryo von Scyllium stellare, in der Gegend zwischen zwei aufeinander folgenden Mesonephrosmetameren. *zw* unpaarer Zwischennierenstab. *a* Aorta. *ug* Urnierengang. *uk* Anschnitt des Urnierenkanälchens. *mes* Radix mesenterii.

Dieser Stab ist, wie seine Entstehungsweise mit großer Klarheit lehrt, an zwei Stellen innig und fest mit seinen Nachbarorganen verwachsen: erstens mit dem ventralen, nicht gewucherten Teile des Epithels der Gekrösewurzel, aus dessen dorsalen Abschnitten er hervorging, zweitens mit der medialen Wand der Urwirbelkommunikation. In der That setzt sich an seinen ventralem Umfang das Gekröse an, das im Fortgange der Entwickelung keine Lageveränderungen erlitten hat. Die ehemalige mediale Wand der Urwirbelkommunikation liegt dagegen nicht mehr an Ort und Stelle, sie hat überhaupt als solche zu bestehen aufgehört: denn die Urwirbelkommunikation hat sich durch die Abschnürung vom Myotom zum Urnierenkanälchen umgewandelt und ist fernerhin mit ihrem abgelösten dorsalen Pol nach lateralwärts, hinten und unten herabgesunken; so ist aus der medialen Wand der Urwirbelkommunikation die dorsale, zum Teil auch die mediale Wand des Urnierenkanälchens geworden. Wie früher der interrenale Wucherungsbezirk unmittelbar an jene grenzte, geht er nunmehr ebenso unmittelbar in diese über, nur mit dem Unterschiede, daß beide nicht mehr im dorso-ventralen Sinne übereinander, sondern in der Richtung von innen nach außen nebeneinander liegen. Morphologisch gleichwertig sind die beiden Zusammenhänge nicht: nur die Verbindung mit dem Mesenterialepithel hat genetische Bedeutung, denn zu seinem Territorium gehörte ehemals der Proliferationsbezirk; die Verbindung mit der Wand des Urnierenkanälchens hat dagegen nur einen topographischen Wert, denn dieses ging durch Umlagerung aus dem unmittelbar angrenzenden Epithelbereiche, aus der Urwirbelkommunikation, und zwar aus ihrer medialen Wand hervor. So hängt denn die Zwischenniere in der That mit jedem einzelnen Urnierenkanälchen zusammen (Fig. 295, 296, 297), und deren segmentaler Anordnung entsprechend wiederholen sich die Punkte der Vereinigung naturgemäß

in metamerer Folge. Auf manchen Querschnitten dieser Gegend (Fig. 297) ist dann der Interrenalkörper nur sehr schwer oder gar nicht in der dichten Zellenmasse zu erkennen, die sich quer über die Mesenterialwurzel hinüberspannt und sich an bestimmten Stellen noch nach lateralwärts mit dem Myotom durch einen dichten horizontalen Zellenstrang verbindet: dieser bildet dann die am meisten lateral, die Zwischenniere den median, die Urnierenabschnitte den mitten zwischen beiden gelegenen Abschnitt, ohne daß die drei Teilstücke zu unterscheiden sind. In den urnierenfreien Zwischenstrecken liegt dagegen der Interrenalkörper frei im embryonalen Stützgewebe (Fig. 294), und lediglich die Somatopleura setzt sich, abgesehen vom Mesenterium, an seinen ventro-lateralen Umfang an, ohne daß das Leibeshöhlendach durch die Oeffnung eines Kanälchens unterbrochen wäre. Auf dem Querschnittsbilde vereint die Anlage, wie ein Knauf die vier Epithel-

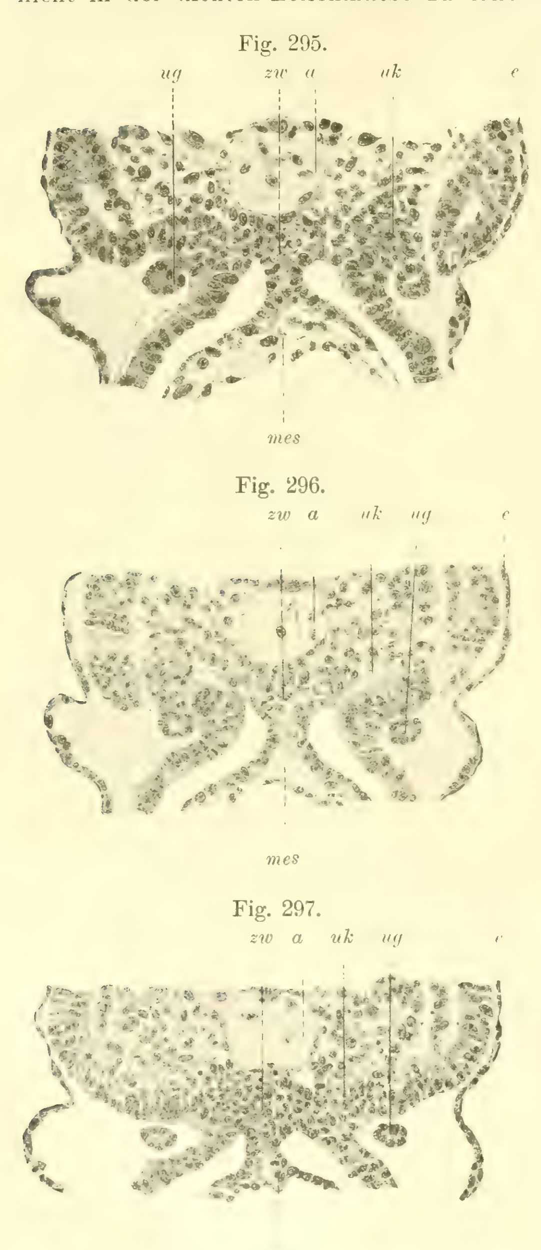


Fig. 295, 296, 297. Schnitte durch einen 10 mm langen Embryo von Scyllium stellare: Fig. 295 in der Gegend des rostralen Endes eines Mesonephrosmetameres, Fig. 296 in der Gegend des Einganges in den Mesonephrostrichter, Fig. 297 in der Gegend des distalen Endes eines Mesonephrosmetameres. Zwischenniere (*zw*) auf Fig. 295 links durch einen breiten, rechts durch einen schmalen Zellenstrang in Verbindung mit dem Urnierenkanälchen (*uk*, auf Fig. 296 beiderseits mit diesem in kontinuierlichem Zusammenhange, auf Fig. 297 mit dem Urnierenkanälchen und dem Verbindungsstrange zum Myotom zu einer einheitlichen Zellenmasse verschmolzen. *mes* Radix mesenterii. *ug* Urnierengang. *a* Aorta. *e* Epidermis.

blätter, die visceralen und die parietalen Seitenplatten miteinander. Fig. 298 giebt ein Plattenmodell des Zwischennierenstabes von einem 10 mm langen Scylliumembryo wieder, das den Interrenalkörper in segmentalem Zusammenhange mit dem Urnierenkanälchen zeigt: wie eine

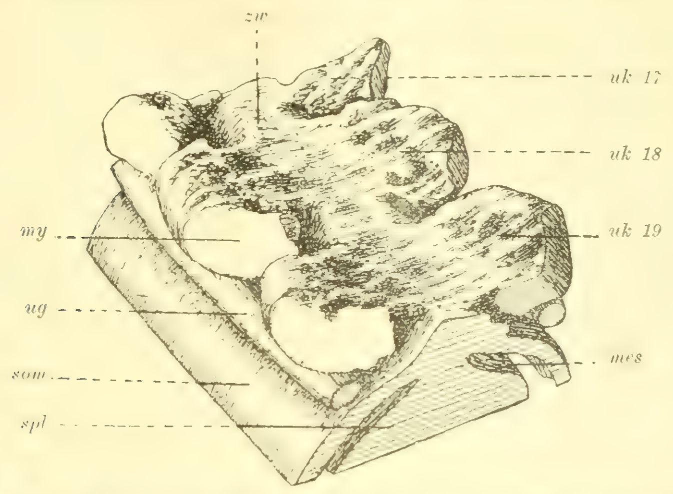


Fig. 298. Plattenmodell der Zwischenniere (*zw*) eines 10 mm langen Embryos von Scyllium stellare. *uk 17, uk 18, uk 19* Urnierenkanälchen 17, 18, 19. *ug* Urnierengang. *my* Schnittfläche der Verbindung zwischen Myotom und Urnierenkanälchen. *som* Somatopleura. *spl* Splanchnopleura. *mes* Radix mesenterii.



Fig. 299. Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 35 Urwirbeln. *zw* Anlage der Zwischenniere. *e* Epidermis. *a* Aorta. *ar* Archigonocyt. *uk* Urnierenkanälchen. *ug* Urnierengang. *m* Myotom.

Brücke spannt er sich von Metamer zu Metamer. Mit dem Mesonephros zusammen stellt er, vom Rücken des Fisches her betrachtet, einen breiten, gefiederten Pfeil dar, dessen Schaft der Interrenalstab, dessen schräg von innen-vorn nach außen-hinten angesetzte Fiedern die Urnierenkanälchen bilden.

In der Organogenese des Interrenalorgans eilt Scyllium offenbar den übrigen pentanchen Haien (Pristiurus, Spinax, Acanthias) voran: van Wijhe (1889) findet ihren Beginn bei Pristiurusembryonen mit 76 Myotomen, die bereits alle Urwirbelkommunikationen in Urnierenkanälchen umgewandelt haben, Rabl (1896) bemerkt bei Tieren mit 55 Somiten die ersten Anzeichen der Wucherung, bei größeren mit 70—80 Urwirbeln die erste deutliche Anlage; beiden stehen die entsprechenden Scylliumstadien in ihrer allgemeinen Entwickelung nach. Auch von Spinax kann, soweit die Beobachtungen reichen, das Gleiche gesagt werden. — Dieser Unterschied hängt vielleicht mit dem Umstande zusammen, daß die Genese bei allen Haien zwar nach dem gleichen Grundplan auf dem Wege der Zellenvermehrung an der Gekrösewurzel abläuft, ohne daß es jedoch bei den übrigen zu derart scharf umgrenzten Wucherungen käme, wie bei Scyllium; wenigstens schildern und zeichnen weder van Wijhe, noch C. Rabl bei Pristiurus solche Bilder; auch bei Spinax proliferiert zwar die entsprechende Epithelstelle, doch anscheinend ebenfalls in mehr diffuser Form (Fig. 299). Scyllium ist daher als besonders günstiges Untersuchungsobjekt anzusehen.

Die Lösung der Zwischennierenanlage von ihrem Mutterboden, die die zweite Phase der Organogenese beherrscht, setzt sich aus zwei Erscheinungsreihen zusammen; denn die beiden innigen Verbindungen sind zu durchtrennen, die die Anlage von ihrer Entstehungszeit her mit den Nachbarorganen verknüpfen: die Verbindung mit der Gekrösewurzel und die Verbindung mit den Urnierenkanälchen. Die beiden Sonderungsvorgänge unterscheiden sich wesentlich nach Zeit und Art ihres Ablaufes voneinander. Die Lösung vom Mesonephros erfolgt restlos, rasch, regelmäßig in der Richtung vom Kopfe zum Schwanze; die Trennung von der Gekrösewurzel geht langsam, ungleichmäßig, teils in der gleichen, teils in der umgekehrten Richtung vor sich und läßt noch auf lange Zeit hinaus Spuren der einstigen Zusammenhänge bestehen. Diesen Differenzen kommt eine wesentliche Bedeutung zu, denn sie setzen den verschiedenen morphologischen Wert der beiden Verbindungen ins klarste Licht.

Bald nach der Ausbildung des soliden kontinuierlichen Epithelstabes bildet sich zwischen ihm und dem Mesonephros eine von embryonalem Stützgewebe erfüllte Spalte: in dieser entwickeln sich von vorn nach hinten die jungen Venae cardinales posteriores und drängen die Urnierenkanälchen gleichsam nach lateralwärts vom Zwischennierenstab ab; dieser liegt nunmehr frei im Stützgewebe, frei nicht allein, wie in der ersten Phase, zwischen zwei aufeinander folgenden Mesonephrosmetameren, sondern frei auch in der Höhe der Urnierenkanälchen selbst. Nur scheinbar spielen die Venen eine Rolle im Mechanismus dieser Ablösung; denn während sie kopfwärts eine ansehnliche Größe erreicht haben, verkleinern sie sich schwanzwärts beträchtlich, zeigen Unterbrechungen in ihrem Zusammenhange, um weiter hinten nur als unscheinbare Lücken wieder aufzutauchen: auch an diesen Stellen aber, auch auf den ganz gefäßfreien Strecken bildet sich nahezu gleichzeitig die Trennungsspalte zwischen den beiden Organen aus. Dann sind Urniere und Zwischenniere in ihrer ganzen Ausdehnung vollkommen voneinander getrennt, und an keiner Stelle besteht mehr irgend ein Zusammenhang zwischen ihnen. Dieser Befund kann z. B. an Scylliumembryonen zwischen 16 und 28 mm, an Spinaxembryonen von 23—30 mm ohne weiteres erhoben werden.

Nahezu gleichzeitig beginnt bei Scyllium auch die Ablösung von der Gekrösewurzel, deren Verlauf im hinteren und im vorderen Abschnitte der Anlage sich etwas verschieden gestaltet: den Trennungspunkt bildet der Venenwinkel — so möge die Stelle heißen, an der sich die unpaare Kaudal- oder Interrenalvene in die paarigen hinteren

Kardinalvenen spaltet. Von der Kloake an kopfwärts bis zu diesem Punkte ähnelt der Vorgang im allgemeinen dem Lösungsprozeß von der Urniere, nur beginnt er an der Kloake und schreitet kranialwärts fort; er läuft aber ebenso rasch gleichmäßig und vollständig restlos ab wie jener, auch in die hier entstehende mediane Spalte lagert sich ein venöses Gefäß, eben jene Vena interrenalis, ein, die den Interrenalkörper dorsalwärts vom Mesenterium abdrängt, auch hier tritt die auf dem Querschnitte sichtbare Gewebelücke, erfüllt vom embryonalen Stützgewebe, auf, ehe eine Vene als solche sich bildet. Diese Gewebelücke liegt in der Medianebene gerade an der Stelle, zu der die schräg von oben-außen nach unten-innen konvergierenden Urnieren-Zwischennierenspalten konvergieren; die losgelöste Zwischenniere erscheint aus dem dichten Zellenhaufen, der sie an einer Stelle in jedem Segment in seiner Masse versteckte, gleichsam herausgeschält durch ein Spaltensystem, das einem dorsalwärts offenen Winkel gleicht: seinen Scheitel bildet die mediane Lücke, seine dorsolateralwärts strebenden Schenkel — die Urnieren- Zwischennierenspalten — fassen das Interrenalorgan zwischen sich (Fig. 300).

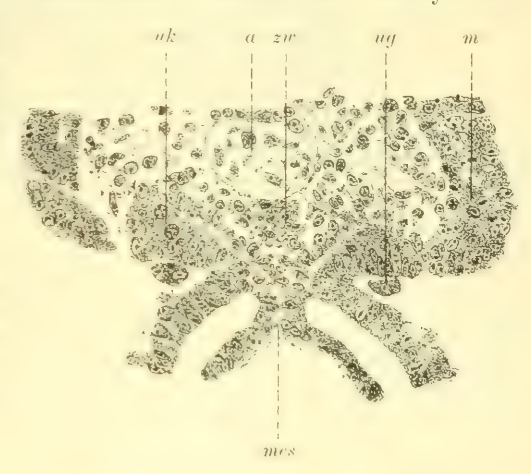


Fig. 300. Schnitt durch einen 9,5 mm langen Embryo von Scyllium stellare. Die Zwischennierenanlage (*zw*) von der Wand des Urnierenkanälchens (*uk*) und der Gekrösewurzel (*mes*) abgelöst. *a* Aorta. *ug* Urnierengang. *m* Myotom.

Der vordere, kopfwärts vom Venenwinkel gelegene Abschnitt der Anlage löst sich in kranio-kaudaler Richtung vom Cölomepithel ab, und zwar so viel langsamer, daß die Zwischenniere Zeit genug gehabt hat, um zu einer hohen Leiste emporzuwachsen: sie trennt wie eine Mauer die Kardinalvenen (Fig. 301) und trägt gleichsam auf ihrer Krone die Aorta; ihr ventrales Ende ist im Gewebe der Gekrösewurzel verankert.

Diese Mauer nimmt allmählich die Gestalt etwa einer Eisenbahnschiene an: sie sondert sich in einen dorsalen verdickten Schienenkopf, der nicht immer rund, sondern oft kantig ist, und in den dünnen Schienenhals, der im Durchschnitte als zarte, hohe Säule den Kopf mit der Fußplatte verbindet, die ins Epithel der Gekrösewurzel eingesenkt ist (Fig. 302). Allmählich wird die dünne Platte von gröberen und feineren Lücken durchbrochen und nimmt gleichsam das Aussehen eines Gitterwerkes an: so löst sich von vorn nach hinten fortschreitend die feste Stützplatte allmählich auf; ihr letzter Rest ragt bei einem Scylliumembryo von 24 mm als ventraler, birnenförmiger Zapfen in den Venenwinkel hinein.

Lange erhalten sich bei Spinax niger, nachdem die Lösung vorn nach denselben Grundsätzen wie bei Scyllium erfolgt ist, auf der Strecke zwischen Venenwinkel und Kloake noch Reste des Zusammenhanges zwischen Interrenalkörper und Gekrösewurzel: bei 30,5 mm langen

Embryonen erblickt man sie in der Form von bald mehr, bald minder zahlreichen Zellpfeilern, die die Vena interrenalis durchbohren und beide Gebilde kontinuierlich miteinander verbinden (vergl. Fig. 302);

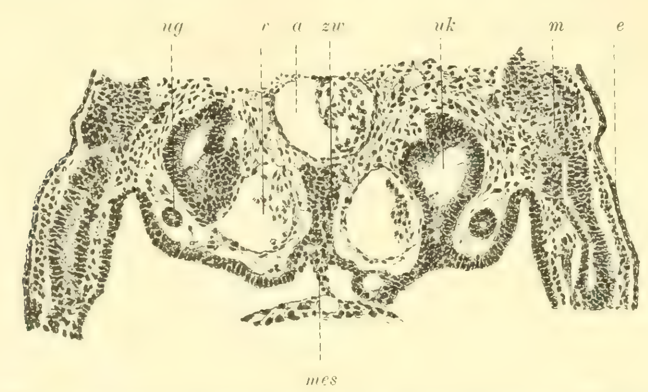


Fig. 301. Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 70—71 Urwirbeln. Die Zwischennierenanlage (*zw*) hängt innig mit dem Epithel der Gekrösewurzel (*mes*) zusammen. *e* Epidermis. *a* Aorta. *v* hintere Kardinalvene. *ug* Urnierengang. *uk* Urnierenkanälchen. *m* Myotom.

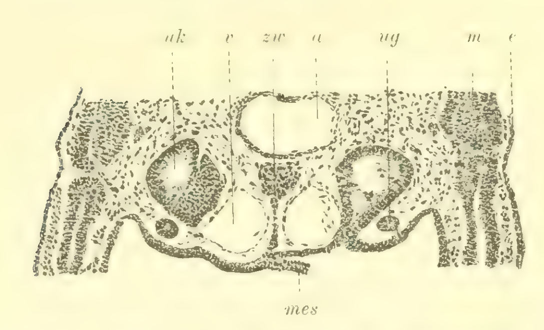


Fig. 302. Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 70—71 Urwirbeln, kaudalwärts von dem der Fig. 301. Die Zwischennierenanlage (*zw*) hängt durch einen zarten Stiel mit dem Epithel der Gekrösewurzel (*mes*) zusammen. *a* Aorta. *v* hintere Kardinalvene. *uk* Urnierenkanälchen. *ug* Urnierengang. *m* Myotom. *e* Epidermis.

wann und ob diese Gebilde schwinden, entzieht sich bisher unserer Kenntnis.

Von den sekundären Modifikationen erwecken die Wachstumserscheinungen keinerlei besonderes Interesse: dagegen treten ganz eigenartige Rückbildungserscheinungen an der Zwischenniere auf, deren Andeutungen schon Balfour (A. L. III[3], 1878) wahrnahm. Sie greifen im Grunde bis in die erste Phase der Organogenese zurück.

Die interrenalen Knospen verteilten sich über den gesamten Rumpf des Embryos, von dem hinteren Ende der Vorniere an bis zur Kloake hin; der fertige Interrenalstab aber reichte (Scyllium 10 mm) am Ende der ersten Phase zwar bis zur Kloake, doch kopfwärts lag seine Grenze im 7. Segment hinter dem Ende des Pronephros. Nur diskontinuierliche Epithelbrücken und unterbrochene Stabstücke, wie sie im Laufe der Entwickelung auch in den hinteren Regionen zu beobachten waren, erstrecken sich noch 3 Segmente weiter kranialwärts. Ob es hier überhaupt zu keiner kontinuierlichen Anlage kommt, oder diese Teile Reste eines vorhandenen, sich rückbildenden Abschnittes der Zwischenniere darstellen, bleibe dahingestellt. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung büßt der jeweilen vorderste Teil des

Interrenalorgans seinen Zusammenhang ein, sowohl in sich selbst, daher sein Gefüge lockerer erscheint, als auch mit den weiter schwanzwärts gelegenen, in festem Zusammenhange verharrenden Teilen. Schon Balfour hatte (auf seinem Stadium O) Lücken wahrgenommen zwischen dem vorderen Teil, den er von dem hinteren unterscheidet. Durchmustert man eine Querschnittreihe vom Kopfe zum Schwanze, so trifft man zuerst stets auf lockere Zellenhaufen in dem Raume zwischen Aorta, Gekröse und Kardinalvenen (Fig. 303), die in einem eigenartig



Fig. 303. Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 70—71 Urwirbeln. Rostrales Ende der Zwischenniere (*zw*) in Auflösung begriffen. *a* Aorta. *v* hintere Kardinalvene. *uk* Urnierenkanälchen. *ug* Urnierengang. *m* Myotom. *e* Epidermis. *mes* Gekrösewurzel. *k* Keimleiste.

grobmaschigen Gewebe liegen, auf das C. K. Hoffmann (1900) die Aufmerksamkeit gelenkt hat; zuweilen ziehen dann noch einzeilige Straßen von Zellen von der Radix mesenterii zu diesen Haufen hinauf. Der dorsale oder Kopfteil der Anlage ist im allgemeinen eben noch erkennbar, wenn die Stützplatte sich bereits in voller Auflösung befindet. Je älter die Embryonen werden, desto weiter nach hinten schreitet der Zerfall fort, bis er am Venenwinkel, hinter dem Keimleistenende endgiltig Halt macht: von hier ab bis zur Kloake bleibt der Interrenalkörper dauernd bestehen. Der gesamte vordere Abschnitt stellt eine Zone ontogenetisch abortierender Anlagen dar. Die bleibende Zwischenniere erstreckt sich bei einem Scylliumembryo von 24 mm etwa über 12 Segmente, während die isolierten Knospen sich über den Raum von etwa 25 Segmenten, die fertige Interrenalanlage am Ende der ersten Phase über etwa 20 Segmente ausdehnte. Die Zahl der Zwischennierensomiten (s. p. 456) **reduziert sich also um etwa die Hälfte, um 50 %.**

Ob auch am Schwanzende der Zone eine Rückbildung stattfindet oder die von C. K. Hoffmann (1900) bei Acanthias in diesem Sinne gedeuteten Erscheinungen nicht in Lageveränderungen ihre Erklärung finden, bleibe dahingestellt.

Jedenfalls liegt beim Hai eine durch histologische Beweise sichergestellte Unterzone vergänglicher Anlagen kranialwärts vor dem persistierenden Abschnitte der Zwischenniere und erklärt die überaus häufigen Funde von isolierten, mit dem Hauptkörper nicht zusammenhängenden kleinen Beizwischennieren kopfwärts von jenem beim erwachsenen Hai: es handelt sich um nichts anderes, als eine Erhaltung sonst abortierender Teile oder um ein Zugrundegehen schmaler Bezirke der Anlage, gleichsam um Zerschnürungen des embryonalen Organes an Stellen, die sich normalerweise das Gewebe bis in das

spätere Leben hinein erhalten. So findet auch die Unregelmäßigkeit dieser Befunde nicht nur der Species, sondern auch dem Individuum nach ihre zwanglose Erklärung.

Mit der Durchtrennung aller Verbindungen, die den Interrenalkörper an seine Umgebung hefteten (Fig. 304), mit der Rückbildung

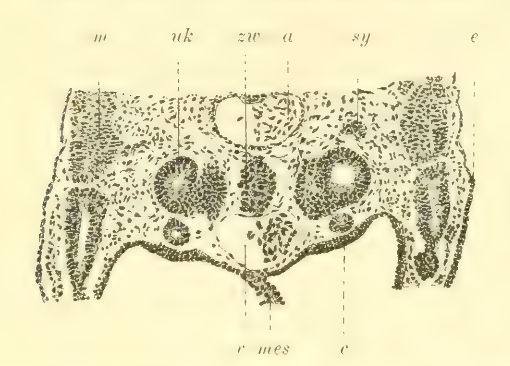


Fig. 304. Schnitt durch einen Embryo von Spinax niger mit 70 bis 71 Urwirbeln, kaudalwärts von dem der Fig. 302. Die abgelöste Zwischennierenanlage (*zw*) frei im embryonalen Stützgewebe zwischen Aorta (*a*), Vena caudalis (*v*) und den Urnierenkanälchen (*uk*). *m* Myotom. *mes* Gekrösewurzel. *e* Epidermis. *sy* Ganglion sympathicum. *c* Cölomepithel.

des kranialen Abschnittes ist die Organogenese des Interrenalkörpers beendet; seine Lageveränderungen lassen sich hinreichend durch das Wachstum der Urnieren, die ihn eng zwischen sich pressen, erklären, und seine weiteren Umgestaltungen fallen sämtlich in das Gebiet der Histiogenese.

Diese Darstellung der Organogenese der Zwischennieren deckt sich mit den besonders in den jüngst erschienenen Schriften (Weldon 1885, Aichel 1900, Hoffmann 1900, Haller 1901) vertretenen Ansichten gerade in dem wesentlichsten Punkte durchaus nicht: in der direkten Ableitung des Interrenalorgans vom Cölomepithel. Sie knüpft an die ältere Anschauung von van Wijhe (1889) und C. Rabl (1896) an und verwirft die Annahme eines mesonephrischen Ursprungs, wie ihn jene Beobachter schildern.

Die Anhänger dieser Theorie stützen sich auf drei Beweise aus den verschiedenen Entwickelungsperioden:

1) Weldon und Aichel beobachteten segmentale, medialwärts gerichtete, hohle Divertikel oder solide Zellensprossen, die von den Urnierentrichtern in die Gekrösewurzel hineinragten. Aus ihrer Verschmelzung in transversaler wie in longitudinaler Richtung gehe, so führten sie aus, der unpaare Interrenalstab hervor.

2) Weldon und C. K. Hoffmann fanden die fertige Anlage in inniger segmentaler Verbindung mit den Urnierentrichtern oder -kanälchen.

3) C. K. Hoffmann beobachtete, daß die fertige Zwischenniere sich histologisch stellenweise von den Urnierenkanälchen nicht trennen ließ, und vermutete daher, daß sich einzelne Verbindungen beider Organe aus der Entstehungszeit dauernd erhielten.

Haller fußt auf den Ausführungen von Weldon und Aichel; er vertritt die Meinung, daß der Interrenalkörper aus Urnierenschläuchen bestände, die in Rückbildung begriffen seien und in seiner Gesamtheit die Summe der Suprarenalkörper des Metanephros darstelle. Gründe oder Beobachtungen führt er nicht an. Diese Ansicht bedeutet etwa einen Rückschritt um rund 30 Jahre, in die Zeit von Semper (1875, p. 40) hinein.

Es gelingt, die thatsächlichen Beweismittel dieser Theorie: die Beobachtung von hohlen (Weldon 1885) oder soliden (Aichel 1900) Zellensprossen der Urnierentrichter als irrtümlich (Rabl 1896, Poll 1903), die segmentalen innigen Verbindungen mit dem Mesonephros (Weldon, C. K. Hoffmann 1900) als einer anderen Deutung fähig (Poll 1903), den stellenweise sehr innigen Zusammenhang des fertigen Organes mit der Urniere als nicht beweisend zu entkräften (Poll 1903).

Für die Abkunft aus dem Cölomepithel können folgende Beobachtungen ins Feld geführt werden:

1) Die erste Anlage der Zwischenniere bilden Zellenvermehrungsprozesse des Cölomepithels der Gekrösewurzel (van Wijhe 1889, Rabl 1896) zu einer Zeit, da eine Urniere überhaupt noch nicht existiert (Poll 1903).

2) Die fertige Anlage steht in innigem Zusammenhange mit dem Cölomepithel der Gekrösewurzel (VAN WIJHE, RABL, WELDON 1885 [Fig. 14, Taf. XXX], C. K. HOFFMANN 1900).

3) Die Ablösung der Anlage findet sehr langsam, nach dem Modus der Lösung genetischer Verbindungen statt, und bei sehr alten Embryonen bleiben noch Reste der Verbindung nachweisbar.

Mit dem Streite um den mesonephrischen Ursprung der Zwischenniere ist aufs engste die Frage nach der ursprünglichen Segmentierung der Anlage verknüpft, denn den Anhängern jener Vorstellung war die Segmentalität der Anlage gleichsam eine logische Folge der Entstehung aus der segmentalen Urniere; doch auch VAN WIJHE (1889), der für den autonomen Ursprung eintrat, nahm für Pristiurus eine segmentierte Entwickelung an. C. RABL (1896) konnte am gleichen Objekte nichts derartiges wahrnehmen. — Bei Scyllium liegt die Sache so, daß eine segmentierte Anlage sicher ausgeschlossen werden kann: ebenso sicher, wie dem erwachsenen Tiere die Metamerie des Interrenalkörpers fehlt. Offen muß die Frage bleiben, ob nicht die allerersten Punkte, an denen die Wucherung einsetzte, segmental verteilt sind; bei dem jüngsten der untersuchten Haie, bei dem die Anlage zu sehen war, zeigte sich die Knospenkette jedoch schon in regelloser Anordnung, war aber allerdings bereits in großer Ausdehnung vorhanden. Jedenfalls stimmt der Gang der weiteren Entwickelung durchaus nicht zu dem Wege, den die Beobachter die primäre metamere Anlage bei ihrer Weiterentwickelung zu einem ununterbrochenen Stabe einschlagen lassen. Gesonderte, segmentale Anlagen müßten dazu doch der Länge nach verschmelzen, etwa wie aus der Vereinigung segmentaler Stücke schließlich der Anfang des Vornierenganges gebildet wird. Dann müßten in jedem Segmente Querschnitte sich finden lassen, die die Anlage ohne Zusammenhang mit dem Ursprungsepithel zeigten, an den Stellen nämlich, die in der Gegend zwischen zwei getrennten segmentalen Wucherungspunkten liegen.

In der Litteratur ist weder ein solches Stadium beschrieben noch abgebildet, und bei Scyllium kann ganz sicher gesagt werden, daß dieser Befund nicht in der erforderlichen Form zu beobachten ist, sondern die unpaare Anlage, wo sie zu sehen ist, auf beiden Seiten mit dem Cölomepithel zusammenhängt. Also nicht segmental geordnete Punkte, sondern die dorsale Kante der visceralen Seitenplatte in ihrer ganzen Längenausdehnung, ohne Aussparung intersegmentaler Lücken, bildet durch Knospung die Zwischenniere. Vielleicht gelingt es indessen, bei den Embryonen der primitivsten unter den recenten Haien deutlichere Zeichen einer primären Segmentierung nachzuweisen. Diese Möglichkeit ist im Lichte des unbestreitbaren, ontogenetisch zu verfolgenden Vorkommens sekundärer Abänderungen der Haifischzwischenniere gegenüber dem primitiven Verhalten nicht von der Hand zu weisen. Denn möge das System nun primär segmental gegliedert sein oder nicht: jedenfalls entsteht zuerst eine Doppelreihe von Knospen, und die Verschmelzung der Quere und der Lage nach ist als sekundäre — allerdings absonderlich früh einsetzende — Modifikation zu erweisen. Unpaarigkeit und Kontinuität sind aber die beiden Charakterzüge, die die Zwischenniere der Haie auf den ersten Blick dem Grundplan des Systems so fremdartig erscheinen lassen.

Die ursprüngliche Paarigkeit der Anlage erkennen seit WELDON (1885) alle Untersucher an: ein dauerndes Zeugnis liefern die neuerdings von GRYNFELLT (1902) hervorgehobenen Einzelfälle, in denen der einheitliche Zwischennierenstrang unterbrochen ist und die beiden Enden aufeinander reiten, so daß auf dem Querschnitte zwischen den Nieren zwei Interrenalkörper liegen.

Die Zwischennierenzone endlich entspricht in ihrer Lage völlig dem Schema der allgemeinen Entwickelungsgeschichte: gegenüber dem Neunauge erscheint sie eingeengt, an ihrem Kopfende reduziert bis zum Ende der Vorniere, in ihrer Breite beschränkt auf den schmalen Streifen am oberen inneren Leibeshöhlenwinkel. Das fertige Organ wird aber in noch engere Schranken durch die sekundären Reduktionsprozesse gewiesen, die in einem vordersten Abschnitte die Organbildung schon auf dem Knospenstadium hemmen, in einem mittleren zwar noch die Organogenese vollenden, sodann aber die Anlage der Auflösung anheimfallen und sie nur in seinem kaudalen Teile das Ziel seiner Entwickelung ungestört erreichen lassen. Die histologischen Zeichen und Ergebnisse dieser ontogenetischen Reduktion waren schon BALFOUR (A. L. III, 1877, 1878), VAN WIJHE (1889) und RABL (1896) zum Teil bekannt gewesen.

Ueber die Entwickelung des Interrenalorganes bei den Rochen liegen keine ausführlichen Angaben vor; nur AICHEL (1900) schildert die erste Anlage bei Torpedo als besonders deutliche Wucherung der inneren Wand der Urnierentrichter; diese Mitteilung bedarf nach den Erfahrungen, die bei den Squaliden über den mesonephrischen Ursprung vorliegen, dringend der Untersuchung, die auch im Lichte

der dauernden Paarigkeit der Zwischenniere bei manchen Rajiden (Raja) oder der noch erkennbaren Sonderung in zwei Antimere (Myliobatis) für die Antimeriefrage reichen Ertrag verspricht.

Teleostier.

Die einzigen Angaben über die Entwickelung des Interrenalorgans oder der Stannius'schen Körperchen der Knochenfische rühren, in der Form zweier kurzer Mitteilungen, von Huot (1898, 1902) her: sie betreffen überdies die vom Teleostiertypus recht abweichende Ordnung der Lophobranchier.

Bei jungen Embryonen von Syngnathus dumerilii, deren Alter und Größe er nicht näher bezeichnet, zeigen nach Huot die Wolff'schen Gänge kurz vor ihrer Mündung in die Harnblase je eine lateralwärts gerichtete Ausstülpung: diese wird zur „Nebenniere", die demnach mit dem Urnierengange in offener Verbindung steht; diese geht später durch Abschnürung verloren, und jede Nebenniere stellt sich nunmehr als geschlossenes Säckchen dar, das sich in viele Bläschen teilt und bei Syngnathus dumerilii, S. niveus, Nerophis an Ort und Stelle liegen bleibt, bei Hippocampus sich in das Gewebe der Niere einbettet.

Die dringend notwendige Nachprüfung dieser Angaben, die allem, was über die Genese des Interrenalorganes bekannt war, aufs entschiedenste widersprechen, hat Srdinko (1903), und zwar an Vertretern dreier verschiedener Gattungen der Syngnathiden: Siphonostomum typhle, Hippocampus aequoreus und Syngnathus acus durchgeführt. Aus Mangel passender Entwickelungsstufen konnte leider die Wucherung des Mutterbodens, der Urbeginn der Organogenesis nicht direkt beobachtet, sein Bild aber mit einiger Wahrscheinlichkeit aus den Lagebeziehungen des jüngsten untersuchten Stadiums erschlossen werden.

Die Schwierigkeit der Beschaffung der notwendigen Altersklassen hängt mit dem bemerkenswert frühzeitigen Abschlusse der Organogenesis bei diesen Knochenfischen zusammen: bereits bei 9 mm langen Siphonostomen, bei 5 mm langen Hippocampusembryonen ist die Organogenese beendet.

Zur Charakteristik des allgemeinen Entwickelungsstandes mögen folgende Angaben dienen[1]), die sich auf einen 9 mm langen Embryo von Siphonostomum typhle beziehen. „Das birnförmige Gehörbläschen ist abgeschlossen und von dem Oberflächenepithel entfernt; es zeigt die Andeutung der Einschnürung zwischen Pars superior und Pars inferior und einen kurzen Recessus labyrinthi. Das Auge ist vollkommen entwickelt, die Linse kugelförmig und solide, aber von der Epidermis nur wenig entfernt. Die Basis cranii besteht aus junger Knorpelzellsubstanz. Diesem Entwickelungsstadium entspricht bei Hippocampus eine Körperlänge von 5 mm." „Hieraus ergiebt sich", fügt Srdinko hinzu, „daß mein jüngstes Stadium der Lophobranchier bei weitem mehr in der Entwickelung fortgeschritten ist, als die jüngsten von Poll bei Haifischen untersuchten Stadien."

Die Stelle, von der aus die Körperchen ihren Ursprung nehmen, ist nach Srdinko die Splanchnopleura an der Mesenterialwurzel, ventral- oder dorsalwärts der Wolff'schen Gänge, und zwar dort, wo sich diese in ihrem Verlaufe zum Schwanzende hin nach abwärts und vorwärts umkrümmen, um in die Harnblase einzumünden. — Mit dieser engen Begrenzung des Entstehungsbereiches hängt die Einzahl der paarigen Anlagen zusammen, die Srdinko bei den meisten Embryonen fand. Nur einmal, bei einem 7,6 cm langen Siphonostomum typhle, einem Stadium nach längst bereits abgeschlossener Histiogenese, lag außer den beiden Hauptkörperchen eine kleine Inter-

1) Herr Dr. Srdinko hat mir auf meinen Wunsch freundlichst diese Notizen, die in seiner Arbeit fortgeblieben waren, zur Veröffentlichung übergeben, wofür ich ihm auch an dieser Stelle herzlichst danke.

renalinsel zwischen den WOLFF'schen Gängen. Die Lagebeziehungen der jüngsten dieser von SRDINKO beobachteten Anlagen — bei einem Hippocampusembryo von 4,5 mm Länge — zum Cölomepithel der Mesenterialwurzel sind unstreitig die engsten, die dieser Bildung auf der fraglichen Entwickelungsstufe überhaupt zukommen. Immerhin handelt es sich hier, wie auch bei dem Siphonostomumembryo von 9 mm (Fig. 7, SRDINKO 1903) nur um unmittelbare Kontiguität, (Fig. 305), denn das Epithel zieht als haarfeine Linie kontinuierlich über das Körperchen hinweg. Vom WOLFF'schen Gange indessen ist die Anlage in allen untersuchten Lebensaltern aller Lophobranchier stets durch eine zarte Stützgewebemembran getrennt (Fig. 306).



Fig. 305. Schnitt durch einen 4,5 mm langen Embryo von Hippocampus aequoreus. Abgelöste Zwischennierenanlage (*zw*), vollkommen von den Urnierengängen (*ug*) getrennt, dicht an der Splanchnopleura (*spl*) der Gekrösewurzel (*mes*). Nach SRDINKO (1903).

Fig. 306. Schnitt durch einen 9 mm langen Embryo von Siphonostomum typhle. Abgelöste Zwischennierenlage (*zw*). *spl* Splanchnopleura. *ug* Urnierengang. *c* Leibeshöhle. *h* Harnblase. Nach SRDINKO (1903).

Sofern man nicht annehmen will, daß sich während der kurzen Zeitspanne des Heranwachsens von 3 mm auf 4,5 mm Länge 1) die von HUOT behauptete Sprossung der lateralen Wand des Urnierenganges, 2) die vollständige Abschnürung dieser Anlage von ihrem Mutterboden, 3) die Ueberwanderung der abgelösten Zellengruppe von der lateralen Seite an den dorso- oder ventro-medialen Umfang des Ganges unter gleichzeitiger innigster Anlagerung an die Splanchnopleura vollzogen habe — oder mit anderen Worten die gesamte Organogenese mitsamt einer Anzahl sekundärer Modifikationen, die bei den Haifischen etwa einem Embryonenwachstum von 7 auf 16 mm entsprechen würde — wird man mit SRDINKO zu der Anschauung gelangen müssen, daß als Mutterboden des STANNIUS'schen Körperchens in der That nicht der Urnierengang, sondern das Epithel der Leibeshöhle anzusehen sei. Des weiteren ist es SRDINKO gelungen, die Quelle der Täuschung aufzudecken, die bei oberflächlicher Betrachtung und zumal bei Verwendung von nur einer, etwa der frontalen Schnittrichtung, gar leicht zur Annahme einer offenen Verbindung zwischen Urnierengang und Interrenalanlage verführt: diese sitzt nämlich bei den Embryonen, z. B. bei dem Siphonostomum typhle von 9 mm Länge genau an der Krümmungsstelle des Ganges (Fig. 307) und infolge der Richtungsänderung an diesem Punkte tritt er anscheinend gerade wie ein Ausführungsgang aus dem Körperchen hervor. Täuscht nun gar noch eine kleine Vene, wie sie sich oft genug findet, ein Lumen im Körperchen vor, so ist HUOT's Irrtum leicht zu erklären.

Eine weitere Seite der Frage, die der böhmische Forscher nur beiläufig erwähnt, aber nicht näher bespricht — die Ableitung der Anlage von Elementen der

embryonalen Stützsubstanz, in deren Mitte er das jüngste Interrenalkörperchen der Lophobranchier eingebettet fand, ist durch die bisher festgestellten Thatsachen noch nicht als hinreichend geklärt zu betrachten: diese Abstammungsart muß als offene Möglichkeit hingestellt, aber im Lichte der vergleichend-embryologischen Thatsachen für höchst unwahrscheinlich erklärt werden.

Als sekundäre Modifikationen der organogenetisch fertigen Anlage treten bei den Lophobranchiern nur Lageveränderungen auf, die bereits HUOT, wie oben erwähnt, andeutet und SRDINKO bei 20 mm langen Siphonostomum typhle als geringfügige Verschiebung nach kranialwärts kennzeichnet. Die so überaus charakteristischen Reduktionsvorgänge dürften, wenn sie überhaupt vorkommen, einer weit früheren Embryonalperiode angehören. Alle Abweichungen der Organogenese — die weit schwanzwärts hinausgeschobene Lage des Entwickelungsbezirkes, seine geringe Ausdehnung, der Mangel aller Beziehungen zum Mesonephros, zur Keimleiste, die Annäherung an die Urnierengänge und die Harnblase, die insbsondere gegenüber dem Verhalten der Haifische, aber auch dem früher geschilderten typischen Geschehen, manches Befremdende darbieten — lassen sich alle aus der einen Thatsache ableiten, daß die Lophobranchier zu der Gruppe von Knochenfischen gehören, die nur ein Hauptpaar STANNIUS'scher Körperchen und zwar am kaudalen Nierenende besitzen, in deren nächster Umgebung allerdings außerdem noch kleine Interrenalinseln liegen können. Gerade dieser Befund macht es wahrscheinlich, daß die Untersuchung von vollständigeren Entwickelungsreihen einerseits und von Vertretern anderer im Teleostierstamme verwirklichter Typen des Interrenalsystems andererseits, besonders der durch eine Vielheit von STANNIUS'schen Körperchen ausgezeichneten Arten, eine namhafte Ausdehnung und eine dem Kopfende der Nieren nähere Lage der ursprünglichen Anlage zu Tage fördern wird. Bis dahin muß man sich etwa vorstellen, daß die Neigung des Zwischennierensystems, sich trotz primärer viel weiterer Ausdehnung sekundär auf engere Grenzen, und zwar gerade in der Nähe des Schwanzendes der Nieren zurückzuziehen — eine Neigung, die in sekundären Modifikationen des organogenetisch fertigen Organes bei den Haifischen bereits deutlich zu Tage trat — in diesem Falle dahin geführt hat, daß die von vornherein dem Untergange durch Rückbildung geweihten Teile sich nicht mehr zu einer erkennbaren Anlage gestaltet haben und nur der kaudalste, zum endgiltigen Weiterleben bestimmte Abschnitt überhaupt zur Entstehung gekommen sei.

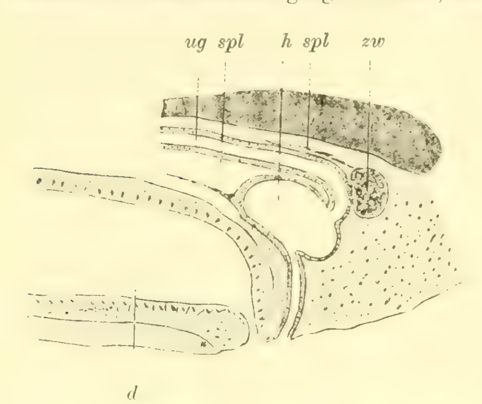


Fig. 307. Schematischer Sagittalschnitt eines 9 mm langen Embryo von Siphonostomum typhle. Syntopie des STANNIUS'schen Körperchens (*zw*) im Verhältnis zum Urnierengang (*ug*) und zur Harnblase (*h*). *Spl* Splanchnopleura. *D* Darm. Nach SRDINKO (1903).

Diesen künftigen Untersuchungen fiele auch die Aufgabe zu, den Hinweis von VAN WIJHE (1889) auf die Aehnlichkeit des von WENCKEBACH (1885, 1886) und ZIEGLER (1887) unter der Aorta bei Teleostierembryonen gefundenen Zellenstranges mit der Zwischennierenanlage der Selachier näher zu verfolgen.

3. Amphibien.

Ueber die Entwickelung der Zwischenniere bei den Amphibien, d. h. im großen ganzen der Rindensubstanz der Nebenniere dieser Tierklasse, haben C. K. HOFFMANN (1886, 1902) SEMON (1890, 1891), BRAUER (1900, 1902), SRDINKO (1900) und in jüngster Zeit SOULIÉ (1903) und ALBRAND (1905) treffliche Aufschlüsse geliefert. Die Grundzüge der Bildungsgeschichte sind für alle drei Ordnungen hin-

reichend sichergestellt, in den Einzelheiten sind die Kenntnisse bei den Anuren noch lückenhaft.

Cöcilier.

Bei den Gymnophionen, bei Ichthyophis glutinosus sowohl, den SEMON (1890, 1891), als auch bei Hypogeophis rostratus, den BRAUER (1900, 1902) vornehmlich untersucht hat, entsteht das Interrenalsystem auf einem etwas späteren Zeitpunkte der Entwickelung als z. B. bei Scyllium, zumal, wenn man den Ausbildungsgrad des Harnsystems beim Auftreten der ersten Knospen ins Auge faßt.

Die Länge der Embryonen von Hypogeophis beträgt zu dieser Zeit (Stad. 22 bis 25 nach BRAUER 1902) 14—18 mm, von Ichthyophis [Stad. 2, nach SEMON 1891, Taf. IV, Fig. 30 von SARASIN [1])] etwa 23 mm. Bei Ichthyophis ist zu dieser Zeit eine Linse bereits äußerlich sichtbar, bei Hypogeophis beginnt sich im Stad. 22/23/24 die Linsenplakode zu bilden, im Stad. 25 ist die Ablösung von der Epidermis noch nicht eingetreten. Die äußere Oeffnung des Gehörorgan ist bei Ichthyophis nicht mehr erkennbar, bei Hypogeophis zeigt das Labyrinthbläschen den Ductus endolymphaticus als kurzen Anhang, aber noch keine Einschnürungen. Bei beiden Blindwühlen sind Mandibular-, Hyoid- und drei Kiemenbogen angelegt, bei Ichthyophis ist von Kiemen noch nichts zu sehen, bei Hypogeophis sind ihre Anlagen als Knötchen auf den beiden ersten Bogen sichtbar; die Kiemenspalten dürften auf Stad. 23 alle durchgängig sein. Die Vorniere ist vollkommen ausgebildet, funktioniert als einziges Exkretionsorgan des Embryo, die Urniere ist im Entstehen begriffen, bei Ichthyophis werden einzelne Keimzellen kenntlich, bei Hypogeophis sind solche nicht mit Sicherheit festzustellen [2]).

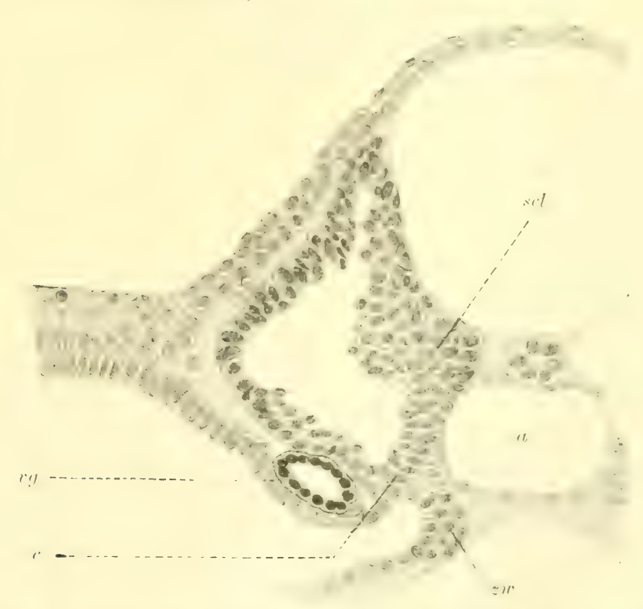


Fig. 308. Schnitt durch einen Embryo von Ichthyophis glutinosus aus dem Kiemenknötchenstadium. Zwischennierenknospe (*zw*) am Cölomepithel. *a* Aorta. *scl* Sklerotom. *vg* Vornierengang. *c* Kontaktstelle zwischen Ursegment und Seitenplatten. Nach SEMON (1891).

1) P. u. F. SARASIN, Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle. Erg. naturw. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884 bis 1886, Bd. II, 1887, H. 1.

2) Diese Angaben über den Entwickelungsgrad bei Hypogeophis verdanke ich der Güte des Herrn Prof. A. BRAUER, ich möchte ihm auch an dieser Stelle für seine freundlichen Mitteilungen meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Die Proliferation beginnt (Fig. 308) am typischen Orte, jederseits „gerade an der Umschlagstelle des Peritoneums, wo parietales und viscerales Blatt ineinander übergehen" (Semon 1891, p. 103), medialwärts von der Stelle der Keimdrüsenanlage; sie reicht von der Gegend hinter der Vorniere an bis kurz vor die Kloake, jedenfalls soweit als überhaupt Nephrotombildungen erfolgen. Die auf dem Querschnitte etwa dreiseitige Anlage baut sich aus dicht gelagerten, großen Epithelzellen mit dichtem Plasmaleibe auf, grenzt sich scharf gegen das umliegende embryonale Stützgewebe ab und schaut mit ihrer gerundeten Spitze bei Ichthyophis, wie bei Scyllium (vergl. Fig. 291, p. 469) medialwärts in das Gewebe der Gekrösewurzel hinein (Fig. 308), bei Hypogeophis indessen mehr dorsalwärts gegen die ventrale Aortawand: denn bei dieser Gattung ist die Basis ein klein wenig vom Mesenterialwinkel fort zum Vornierengange hin gerückt (Fig. 309). In den Angaben erstens über die Gesamtform dieser Anlage, zweitens



Fig. 309. Schnitt durch einen 15 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 25). Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel (*som*). *a* Aorta. *n* Nephrotom. *v* Vene. *vc* Vena cardinalis. *vg* Vornierengang. Nach Brauer (1902).

über ihre Verbindungen mit den Nachbarorganen weichen die Darstellungen Semon's (1891) und Brauer's (1902) nicht unbeträchtlich voneinander ab, jedenfalls in höherem Grade, als es die Verschiedenheit des Untersuchungsobjektes zuzulassen scheint. Das geschilderte Querschnittsbild entspricht nämlich nach Semon einer paarigen, auf den jüngsten Stadien unsegmentierten, zusammenhängenden Leiste, bei Hypogeophis nach Brauer dagegen gesonderten, paarigen, segmental geordneten Wucherungen (Fig. 309), die etwas ungleichmäßig in den einzelnen, etwa 80, Metameren zwischen der Vorniere und der Kloake auftreten.

Diese Abweichung weckt den Anschein größerer Bedeutung, als die Thatsachen es rechtfertigen, denn Semon's (1891) jüngste Ichthyophisembryonen zeigen bereits die erste Phase der Organogenese bis zum Schwanzende der Anlage hin abgelaufen; damit stimmt auch der Vergleich der Zeitangaben gut überein: Brauers Angaben **beziehen sich auf relativ jüngere Stadien, als die, bei denen Semon seine „ersten** Anlagen" der Zwischenniere beschrieb. Daher denn sein Befund eines unsegmentierten, kontinuierlichen Streifens bei solchen nichts gegen die Möglichkeit beweist, daß die Ausgangspunkte der Proliferation segmental verteilt gewesen seien; zumal da bei etwas älteren Embryonen des gleichen Stadiums noch segmentale Anschwellungen erkennbar sein sollen, während die intersegmentale Strecke auf dem Querschnitte nur wenige Zellen enthält. Und noch ein zweites: Semon (1890, 1891) hält diesen Streifen für die kaudale Fortsetzung der Kapsel des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere: diese schnürt sich nach seiner Ansicht als unsegmentiertes Gebilde von der Leibeshöhle ab und wird sekundär segmental gekammert; da liegt denn der Gedanke an eine unwillkürliche Uebertragung dieser Vorstellung einer primären Kontinuität, einer sekundär

erfolgenden segmentalen Gliederung auf die Anlage der Zwischenniere sehr nahe. SEMONs Anschauung aber hat BRAUER am schlagendsten durch den Nachweis widerlegt, daß bei den Blindwühlen ein MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere überhaupt in der von SEMON angenommenen Form nicht existiert — die Zwischenniere demzufolge auch keine kaudale Fortsetzung seiner Kapsel sein kann, sondern ganz unabhängig von allen Teilen der Vorniere entsteht.

Schwerer fällt, ihrer theoretischen Bedeutung halber, die zweite Abweichung in den Befunden der Autoren ins Gewicht. Bei Hypogeophis (Fig. 309) ragt die Zwischennierenknospe frei und scharf abgegrenzt in das umliegende embryonale Bindegewebe hinein — nach BRAUER's (1902) klaren Angaben und schönen Abbildungen kann kein Zweifel an der Richtigkeit dieser Thatsache auftauchen: die einzige Verbindung ist der genetisch wohlbegründete breite Zusammenhang der Basis mit dem Cölomepithel. Bei Ichthyophis soll dagegen nach SEMON (1891) in jedem Segment ein Epithelstrang das Nephrotom und eine segmentale Anschwellung der Interrenalanlage (Fig. 310 b 6) verknüpfen. Dieser „Nebennierenstrang" entsteht aus einer Stelle der ehemaligen Verbindung zwischen Nephrotom und Seitenplattencölom (Fig. 308c) und wird mit der Ablösung der Zwischenniere vom Cölomepithel zu der dorsal- und medialwärts ziehenden Abzweigung des epithelialen Segmentalstranges, der von der medialen Wand des Urnierenkanälchens entspringt und nach ventral- und medialwärts zur Keimdrüsenanlage hin den Sexualstrang (Fig. 310) entsendet. „Von allen drei Strängen", sagt BRAUER (1902, p. 100), „habe ich bei Hypogeophis keinen auffinden können und möchte deshalb glauben, daß SEMON sich durch Bindegewebszellen hat täuschen lassen, und durch die oft enge Lagerung der lateral-ventralen Kante an der Wand der Leibeshöhle." Hier ist eine Versöhnung der Gegensätze ausgeschlossen, nur eine Nachuntersuchung kann Klarheit bringen: bis dahin dürfen indessen gegenüber den klaren Angaben von BRAUER die Vorstellungen von einem organischen Zusammenhange des Interrenalorganes mit der Urogenitalverbindung nur mit großer Vorsicht zu theoretischen Erwägungen benutzt werden.

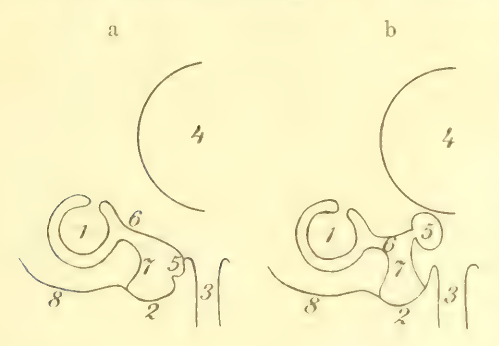


Fig. 310. Schema der Beziehungen zwischen Urogenitalverbindung und Zwischenniere nach SEMON (1890, 1891). *1* MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere. *2* Keimleiste. *3* Gekrösewurzel. *4* Aorta. *5* Zwischenniere, *6* Segmentalstrang. *7* Sexualstrang. *8* Cölomepithel. a erstes Stadium. b zweites Stadium.

Die zweite Phase der Organogenese, die Lösung aus dem Verbande des Cölomepithels, vollzieht sich bei den Blindwühlen sehr rasch in unmittelbarem Anschluß an den Proliferationsprozeß und noch im gleichen Embryonalstadium. Nach SEMON's (1891) Anschauung bleiben dabei die soliden Epithelkugeln — wie diese aus dem kontinuierlichen Streifen mit seinen segmentalen Anschwellungen entstanden, wird nicht angegeben — mit der Urniere und in den Segmenten, in denen sich eine Keimdrüsenanlage entwickelt, auch mit dieser durch das oben genannte segmentale Strangsystem in Verbindung. Auch bei Hypogeophis befreien sich die einzelnen Anlagen frühzeitig aus ihrem Zusammenhang: BRAUER (1902) bildet von etwa 15 mm langen Embryonen Anlagen ab, die nur noch mit einem zarten einzeiligen Zellenstiele in den Mutterboden eingepflanzt sind (Fig. 311). Ein längeres Persistieren solcher Stielverbindungen, wie bei den Haien (vergl. p. 476), scheint nicht beobachtet zu werden. So finden sich dann frei und allseitig scharf begrenzt die segmental gereihten rundlichen Zellenhaufen jederseits in ihrer charakteristischen Lage im retroperitonealen Bindegewebe (Fig. 312). Hiermit ist die Organogenese im wesentlichen abgeschlossen.

Alsbald indessen verwischen, wenigstens im kranialen Teile der Anlage — der kaudale Abschnitt bleibt nahezu unberührt — die sekundären Modifikationen das ursprüngliche Bild, Veränderungen, die das Streben

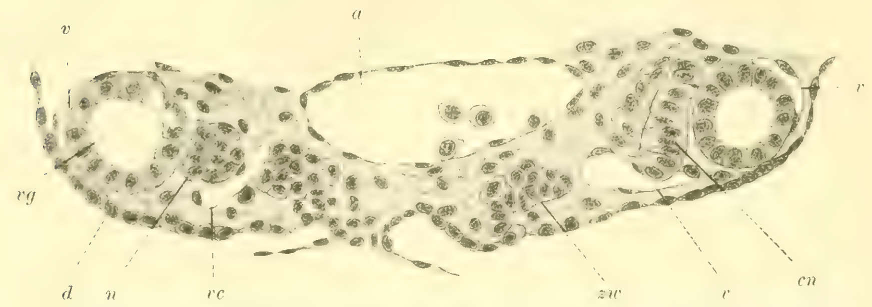


Fig. 311. Schnitt durch einen 15 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 22). Zwischennierenknospe (*zw*) links vom Cölomepithel (*cl*) abgelöst, rechts noch durch einen Zellenstiel mit ihm in Verbindung. *a* Aorta. *n* Nephrotom. *v* Vene. *vc* Vena cardinalis. *vg* Vornierengang. Nach Brauer (1902).

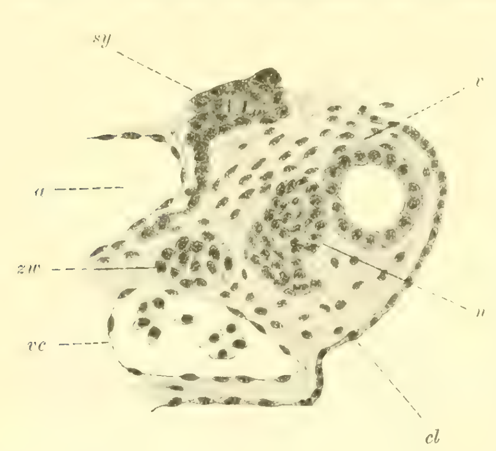


Fig. 312. Schnitt durch einen 20 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 35). Die Ablösung der Zwischennierenknospe (*zw*) vom Cölomepithel (*cl*) vollendet. Von dorso-lateralwärts her entsendet der Sympathicus (*sy*) Zellenstränge ventralwärts an der Aortenwand (*a*) entlang in die Nähe der Zwischenniere. *v* Vene. *vc* Kardinalvene. Nach Brauer (1902).

nach Einheit auf Kosten der Antimerie und der Metamerie der Anlage aufs deutlichste erkennen lassen. Die Einbuße der Paarigkeit ist im ganzen von untergeordneter Bedeutung und wird auch stellenweise auf halbem Wege gehemmt. Der Verlust der segmentalen Gliederung findet aber erst in der völligen Vernichtung des ursprünglichen Aufbaues seinen Abschluß.

Die abgelösten Zwischennierenhaufen rücken medialwärts zusammen und lagern sich eng aneinander, doch bleibt oft die paarige Natur (Fig. 313) noch erkennbar; manchmal vereinen sie sich indessen so innig, daß ein unpaarer, median gelegener, dichter Strang auf dem Querschnitte erscheint, der auf ein Haar den Querschnitten durch die Selachierzwischenniere gleicht (Fig. 314; vergl. Fig. 304 p. 478). Diese Reminiscenz tritt noch eindringlicher dort zu Tage, wo das unpaare einheitliche Gebilde ventralwärts Zapfen entsendet, die sich, genau wie bei den Haien, in „Löcher“ der Vena cava inferior einsenken (Fig. 315). Dieses Gefäß erscheint dann auf dem Querschnitt in zwei Lichtungen getrennt, deren Vereinigung miteinander diese Fortsätze streckenweise verhindert haben.

Ob die Zapfen auch hier (vergl. p. 476) Stielrudimente darstellen, entstanden durch verzögerte Ablösung vom Cölomepithel, bleibe dahingestellt. Brauer (1902) erklärt das Phänomen durch Verlagerung der Anlagen.

Auch die zweite sekundäre Modifikation der Gestaltung — das Schwinden des vielgliedrigen Aufbaues — ist eine aus der Organogenese der Haie altbekannte Erscheinung. Während aber die Verschmelzung im longitudinalen Sinne bei den Squaliden zeitlich in die Anfangsperiode der ersten Phase verschoben erscheint, schließt

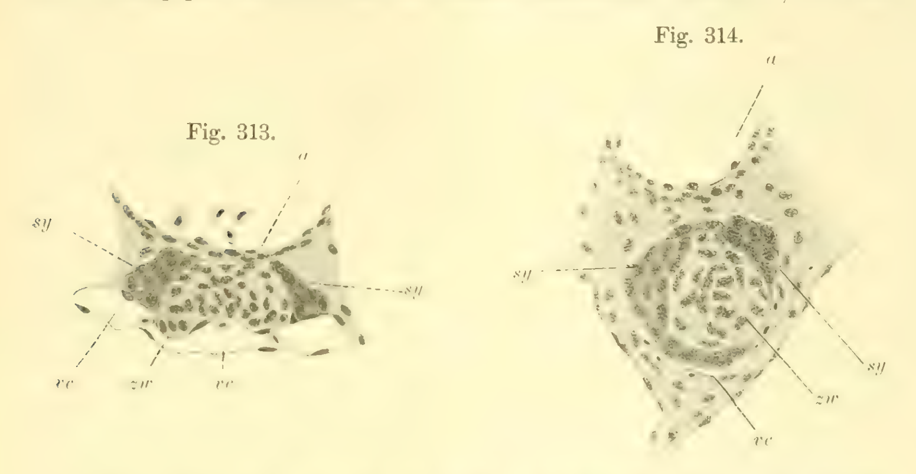


Fig. 313 und 314. Schnitte durch einen 26 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 39). Rostrales Ende der Zwischenniere (*zw*). Fig. 313 paariger Bau noch deutlich erkennbar, Fig. 314 Zwischenniere zu einem unpaaren Körper verschmolzen. *a* Aorta. *sy* Sympathicuszellen. *vc* Vena cardinalis. Nach Brauer (1902).

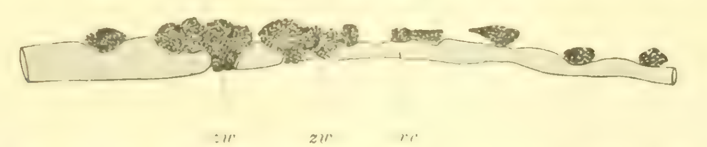


Fig. 315. Kombinierte Längsschnitte eines 40 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 45). Vorderer Teil der Zwischennierenzone: Zapfen vom Zwischennierengewebe (*zw*) durchbohren die Vena cava (*vc*). Nach Brauer (1902).

sie sich bei den Blindwühlen als Nachspiel an das Ende der Organogenese an und kombiniert sich hier zu einem etwas verwickelteren Vorgange mit einer Reihe von Phänomenen, die der dritten sekundären Modifikation angehören und als deren Endziel eine Verkürzung der Zwischenniere von einer Ausdehnung über 80 Segmente durch Konzentration in kranio-kaudaler Richtung auf den Bereich von etwa 60—70 Somiten bezeichnet werden kann. Dieser Vorgang stellt seinem Wesen nach keine ontogenetische Reduktion dar, denn keine Zelle braucht dabei ihren Charakter aufzugeben, wenngleich Brauer (1902) auch die Möglichkeit ins Auge faßt, daß einzelne Zellenhaufen, die sich nicht noch dem Hauptkörper anschließen, hierbei zu Grunde gehen könnten.

Die beiden Erscheinungsreihen beginnen kranialwärts und pflanzen sich schwanzwärts fort. Sie laufen aber nicht zeitlich getrennt oder unabängig nebeneinander ab, etwa derart, daß an jeder Stelle zuerst die Paarlinge eines Segments verschmelzen und die so entstandenen Teile sich in der Länge vereinen, oder daß umgekehrt aus der Konfluenz metamerer Glieder zuerst paarige Leisten entstehen, die medial-

wärts zusammenrücken: vielmehr greifen die beiden Ereignisse so ineinander, daß ein anscheinend gesetzloses, unregelmäßiges Zusammenballen und In- und Uebereinanderschieben eintritt, wie es Brauer (1902) schildert. Für die Bedeutung dieses Vorganges vermag erst die vergleichend-embryologische Analyse, wie sie oben angedeutet wurde, ein Verständnis zu erschließen; in der That läßt sich indessen aus Brauer's Abbildungen nicht selten erkennen, daß zwar das Zurammenrücken nach medianwärts eher beginnt, daß aber die segmentale Ordnung weit früher aufgehoben wird, als die antimere. Diese erweist sich als der bei weitem hartnäckigere morphologische Charakter: er prägt sich schließlich noch mikroskopisch stellenweise sogar

Fig. 316.

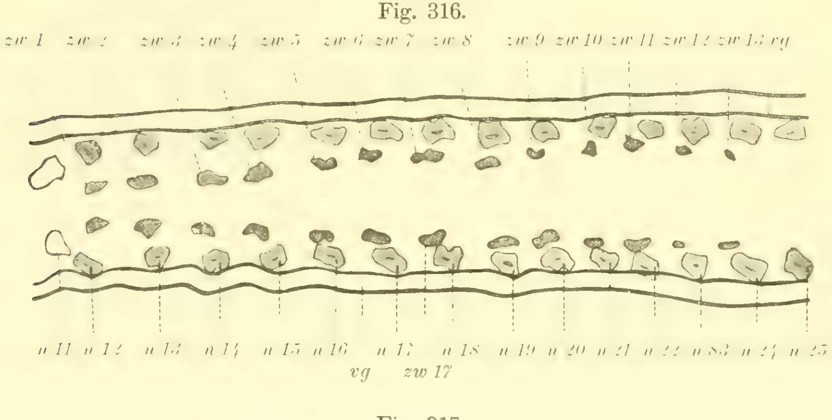


Fig. 317.

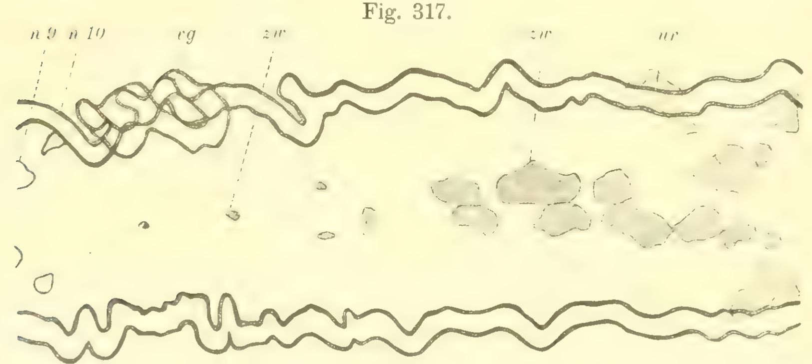


Fig. 316 und 317. Graphische Rekonstruktionen der Verteilung der Zwischennierenhaufen bei Hypogeophis rostratus. Fig. 316 von einem 15 mm, Fig. 317 von einem 26 mm langen Embryo. *zw 1—13* Zwischennierenhaufen 1—13. *n 11—25* Nephrotom 11—25. *ur* Urnierenkanälchen. Nach Brauer (1902).

auch an den Endprodukten aller dieser Umgestaltungen aus. Aus der Doppelreihe von Zwischennierenknospen (Fig. 316) wird auf diese Weise (Fig. 317) ein zusammenhängender, scheinbar unpaarer länglicher, sehr verschieden breiter Körper (Fig. 318), der sich der Stelle anschmiegt, wo der dorsale Ast der Hohlvene sich etwas dorsalwärts wendet. Der größte Teil liegt an der dorsalen Seite der Vene, die Spitze biegt aber nach der ventralen Seite um, und auch

weiter kaudalwärts liegen isolierte Haufen bauchwärts der Vene an (Fig. 318).

Wenngleich es also beim Cöcilier nicht zur Bildung einer Unterzone vergänglicher Anlagen kommt, so wird auch hier die Längenausdehnung des Gesamtsystems, und zwar wiederum, wie beim Hai,

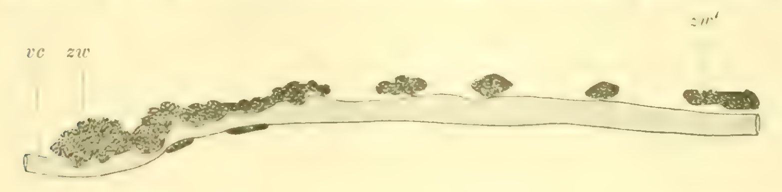


Fig. 318. Kombinierte Längsschnitte von einem 58 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus. *zw* vordere verschmolzene Zwischennierenmasse, *zw'* einer der hinteren unverschmolzenen Zwischennierenhaufen. *vc* Vena cava. Nach Brauer (1902).

auf Kosten kranialer Körperabschnitte verkleinert, so kommt es auch hier zur Bildung eines Hauptkörpers und zur Bildung von Nebenkörperchen: diese stellen die Knospen in der distalen Zone dar, die in ungestörter Lagerung verharren (Fig. 318), jener geht aus der Konzentration der proximalen Metameren hervor. — Die Verkürzung der Zwischenniere gegenüber der ursprünglichen Ausdehnung der Zwischennierenzone beträgt etwa 25 Proz.

Urodelen.

Bis auf die jüngste Zeit fehlten für die Schwanzlurche alle Kenntnisse über die Quelle der Zwischenniere, von den feineren Einzelheiten des Entwickelungsgeschehens ganz zu schweigen.

C. K. Hoffmann's (1902) Beobachtungen an Salamandra maculata, die auf eine mesonephrische Ableitung abzielten, konnten noch nicht das letzte Wort in dieser Frage sein, es sei denn, daß man auf jede Uebereinstimmung in den drei Ordnungen der Amphibien in Betreff der Ontogenese des Interrenalsystems hätte verzichten wollen; überdies paßten Brauer's und Semon's Beobachtungen an der entlegenen Gruppe der Blindwühle trefflich zu denen Srdinko's (1900) und Soulié's (1903) beim Frosche, so daß ein derartiges Abweichen der Schwanzlurche eine um so auffallendere Erscheinung gewesen wäre.

Der Darstellung der Organogenese des Zwischennierensystems bei den Schwanzlurchen liegen die auf meine Anregung unternommenen Untersuchungen Albrand's an der weißen Spielart des Axolotl — Amblystoma tigrinum — zu Grunde, deren Pigmentarmut die Untersuchung des Cölomepithels und seiner Derivate überaus erleichtert. Die ausführliche, im zoologischen Institut in Marburg fortgesetzte Arbeit Albrand's wird demnächst erscheinen.

Der Zeitpunkt des Beginnes der ersten Phase ist nicht nur, was die Länge der Larven anlangt, sondern auch mit Rücksicht auf den morphologisch festzustellenden allgemeinen Entwickelungsgrad einer gewissen Schwankungsbreite unterworfen.

Ein solches Verhalten wird sich — allerdings vielleicht in minder bedeutendem Maße — wohl häufiger herausstellen, wenn man, wie in diesem Falle, Gelegenheit hat, eine große Menge von Embryonen gleichen Alters zu untersuchen. Die jüngsten Larven messen etwa 8 mm und besitzen noch stark dotterhaltige Elemente, ein Sehorgan, dessen Linse von der Epidermis abgelöst ist und einen auf dem Schnittbilde sichelförmigen Hohlraum erkennen läßt, dessen Retina schon Pigment, aber noch keine Sonderung in Schichten aufweist und das einen soliden Opticus zeigt. Das Gehörorgan steht noch auf der Stufe eines einfachen Bläschens. Die Vorniere kommuniziert durch zwei Trichter mit dem Cölom und steht auf der Höhe ihrer Entwickelung, das Urnierenblastem ist noch nicht sehr deutlich sichtbar, die Wolff'schen Gänge reichen bis an die Kloake. Die erste Visceral-

tasche ist bereits rückgebildet, die übrigen ziehen als vier dotterreiche Epithelstreifen vom Entoderm zum Ektoderm. Die größten Embryonen messen bis zu 10,2 mm, ja noch längere Exemplare wiesen zuweilen noch keine Spur der Interrenalanlage auf, standen dann aber noch auf einer entsprechend niedrigeren Entwickelungsstufe. Bei den am meisten fortgeschrittenen Larven waren die Elemente nahezu dotterfrei, die 2. bis 4. Kiemenspalte war durchgängig, im Hörbläschen hatte die Septenbildung für die Bogengänge, im Sehorgan die Differenzierung der Netzhautschichten eingesetzt.

Bei diesen Embryonen beginnt nun an der typischen Stelle zu Seiten der Gekrösewurzel medialwärts vom Wolff'schen Gange das Cölomepithel zu wuchern und bildet kleine, etwa halbkugelförmige Buckel von etwa 40—60 μ Länge, 15—30 μ Breite und 15—40 μ Dicke, die dorsalwärts in das Stützgewebe hineinragen und schon sehr früh-

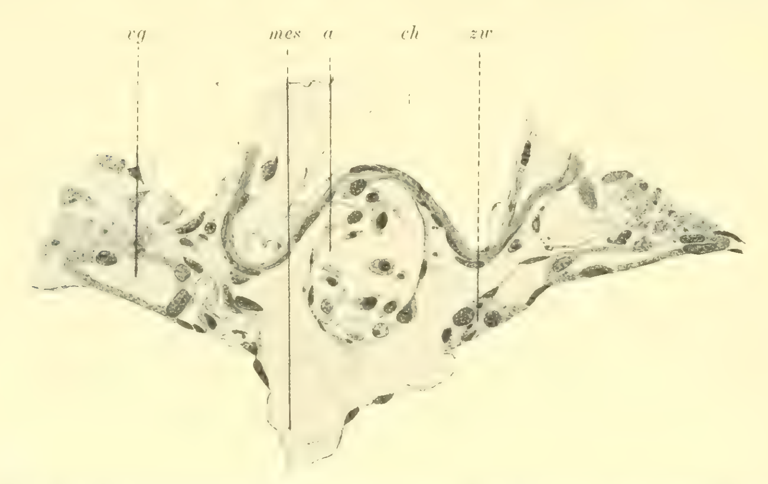


Fig. 319. Schnitt durch einen 14 mm langen Embryo von Amblystoma tigrinum. Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel. *ch* Chorda. *a* Aorta. *mes* Radix mesenterii. *vg* Vornierengang. Nach Albrand (1905).

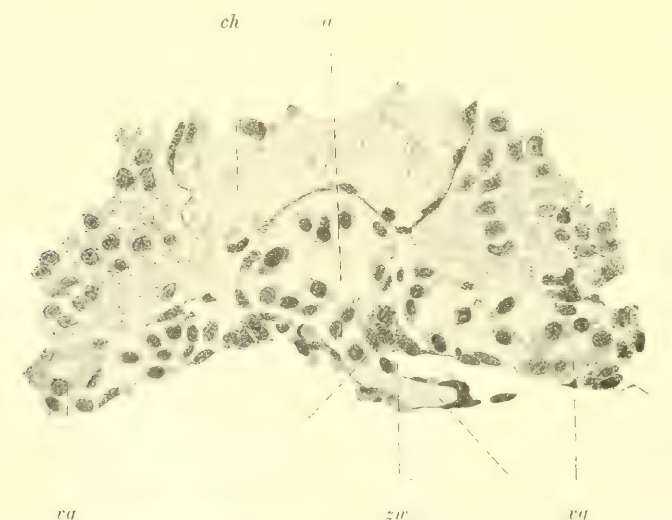


Fig. 320. Schnitt durch einen 10,2 mm langen Embryo von Amblystoma tigrinum. Das rostrale Paar der Zwischennierenknospen (*zw*) im Cölomepithel (*cl*). *a* Aorta. *ch* Chorda. *vg* Vornierengang. Nach Albrand (1905).

zeitig Beziehungen zu den hier verlaufenden kleinen venösen Gefäßen erkennen lassen. Diese Knospen treten oft erst einseitig auf (Fig. 319), erscheinen aber dann alsbald auch in der anderen Körperhälfte. Stets finden sich die beiden ersten Knospen, oder vielmehr das erste Knospenpaar (Fig. 320) an einer ganz typischen Stelle, unmittelbar schwanzwärts vom MÜLLER'schen Körperchen des Pronephros in der Höhe des dritten Spinalganglienpaares; sie bilden stets und für die ganze Lebenszeit das rostrale Ende der Zwischennierenkette. Dieses embryologische Ergebnis steht mit der von C. K. HOFFMANN (1902) und GIACOMINI (1902^c) ermittelten vergleichend-anatomischen Thatsache im schönsten Einklange: beide fanden niemals einen Nebennierenabschnitt beim erwachsenen Schwanzlurche kopfwärts vom Vornierenglomus, den vordersten oft unmittelbar im Anschluß an diesen.

Was den feineren Bau dieser Knospen anlangt, so enthalten sie aus den jüngsten Stadien noch Dotterkörnchen, die sich alsbald verlieren; die Zellen stellen dann große, plasmareiche Elemente dar, mit fein gekörntem Protoplasma und spärlichen Pigmenteinschlüssen. Die Zellengrenzen sind nicht sichtbar. Die Kerne sind groß, das Chromatin ist fein verteilt; an der Grundfläche jeder Knospe hört die scharfe Linie des Cölomepithels mit den schmalen Endothelkernen auf, und die platten Epithelzellen gehen unmittelbar in die großen plasmareichen Interrenalzellen über.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung entstehen nun in der Zwischennierenzone an genau den entsprechenden Bezirken des Peritonealepithels in der distalen Verlängerung in vollkommen regelloser Verteilung neue Knospen von etwa der gleichen Größenordnung; schon bei 9 mm Larvenlänge erstrecken sie sich über das Gebiet von 3, bei 14 mm über das Gebiet von 4 Segmenten, alsbald besetzen sie den gesamten von exkretorischen Kanälchen freien Körperabschnitt zwischen dem Schwanzende des Pronephros und dem Kopfende des Mesonephros (die „Zwischenzone" der Autoren), der etwa 4—5 Somiten umfaßt. Bei einer 15,5 mm langen Larve reichen endlich die Knospen in das Urnierengebiet selbst hinein und finden in der Höhe des proximalen Beginnes der Keimleiste ihr Ende. Auch dieses wird späterhin in den Bereich der Zwischennierenzone miteinbezogen; bei noch älteren Tieren (bis zu 27 mm hinauf) sind endlich bis weit über das Schwanzende der Keimleiste hinaus Zwischennierenabschnitte zur Entwickelung gelangt bis kurz vor dem Ende der Urniere und bis in die Gegend etwa vier Segmente rostralwärts von der Kloake. Es werden also von den 15—17 Somiten (dem 3. bis 19.) zwischen dem distalen Pronephrosende und dem Anfange der Kloake 13, nämlich vom 3. bis zum 16. Segmente, von interrenalen Knospen besetzt.

Es besteht somit eine sehr deutliche Entwickelungsfolge in kraniokaudaler Richtung, und der langsame Ablauf der Erscheinungen ermöglicht ein recht sicheres Urteil über die Verteilung der initialen und tardiven Sprossen.

Bei den Selachiern konnten füglich infolge der Schnelligkeit, mit der der gesamte Bereich zwischen Vorniere und Kloake in Proliferation geriet, Zweifel bestehen bleiben, ob der Wucherungsbeginn an metamer verteilten Punkten stattfinde; bei den Urodelen, speciell beim Axolotl, setzt die Gunst der Umstände den Beobachter in den Stand, mit Sicherheit eine segmentale Ordnung der Knospenfolge auszuschließen.

Die lange Dauer der ersten Phase der Organogenese bedingt es, daß eine zeitliche Trennung der beiden Phasen sich beim Schwanzlurche mit am schwierigsten durchführbar erweist: lange Zeit, bevor die erste zum Abschlusse gelangt, haben bereits die Phänomene der zweiten Periode begonnen. Schon zu dem Zeitpunkte, da das rostrale Paar allein das gesamte Zwischennierensystem des Embryo darstellt, finden sich zuweilen die ersten Spuren der Ablösungsvorgänge. Allerdings, zunächst bleiben die einzelnen Körperchen noch in ungestörter Lage und schmiegen sich nach wie vor innig der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle an; indessen, eine feine Linie — der Durchschnitt der platten Endothelzellenleiber — grenzt die Grundfläche der Anlage gegen das Cölom ab, wenn nicht gar ein Endothelkern das Bild der stattgefundenen Ablösung handgreiflich vor Augen führt. Allmählich aber und nicht in der regelmäßigen Folge, die das Entstehen der Knospen kennzeichnete, sondern in recht gesetzloser Folgeweise tritt die Ablösung auch der weiter schwanzwärts inzwischen entstandenen Zwischennierenanlagen ein. Die vordersten zeigen im allgemeinen die Neigung, noch lange Zeit in Kontinuität oder doch in inniger Nachbarschaft zum Epithel zu verharren, wenn später entstandene, jüngere Interrenalhaufen längst abgelöst sind.

Mit dem Ausscheiden aus dem Verbande des Ursprungsgewebes und dem allmählichen Abrücken von ihrem Entstehungsorte gewinnen die Haufen meist statt der an der Grundfläche abgeplatteten eine gerundete Form. Die Ablösungsphänomene kann man an Schnitten durch eine einzige Anlage zuweilen in ihren einzelnen Phasen ver-

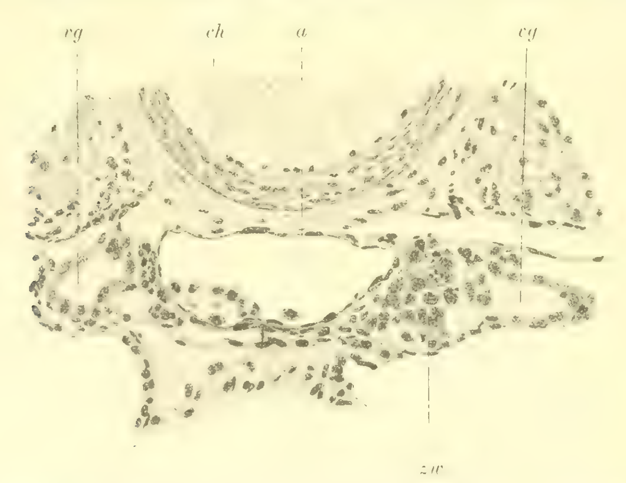


Fig. 321. Schnitt durch eine 15,5 mm lange Larve von Amblystoma tigrinum. Zwischennierenknospe (*zw*) im Begriffe, sich vom Cölomepithel abzulösen, noch durch einen zarten Stiel mit ihm in Verbindung. *a* Aorta. *ch* Chorda. *mes* Radix mesenterii. *vg* Vornierengang. Nach Albrand (1905).

folgen: oft kommt es auch zur Bildung eines Zellenstieles, mit dem das zum größten Teile bereits abgelöste Körperchen noch am Epithel wurzelt (Fig. 332). Die zweite Phase kann man etwa bei einer Larvenlänge von 25—30 mm als beendet betrachten.

In ihrer neuerworbenen retroperitonealen Lage gestalten sich die Knospen durch Wachstum, Verschmelzung und Rückbildung in die

endgültige Form des Interrenalsystems um. Die einzelnen abgelösten Inseln nehmen an Umfang durch mitotische Zellenvermehrung zu, des weiteren aber vor allem dadurch, daß benachbarte Inseln miteinander verschmelzen und so aus den kleinen Knospen langgestreckte, oft in der Längsrichtung des Tieres orientierte Stränge hervorgehen. Besonders oft geschieht es hierbei — und der Bezirk der Keimleiste ist die bevorzugte Gegend für diesen Gang der Entwickelung — daß die Anlagen der beiden Körperseiten sich miteinander vereinen. Das Ergebnis des vereinten Wirkens der Verschmelzung in kranio-kaudaler und transversaler Richtung ist dann das Entstehen eines unpaarigen Stranges, der, oft unterbrochen, größere Strecken durchzieht und, abgesehen von seiner, gegenüber dem Hai verspäteten, Bildungszeit und seiner viel unregelmäßigeren Form etwa dem kaudalen Abschnitte der Zwischenniere dieser Klasse ähnelt. Es kann aber diese Verschmelzung auch an anderen Stellen eintreten, z. B. in der Zone zwischen Vorniere und Urniere (Zwischenzone der Autoren): nur die rostralen Partieen scheinen wenig zu dieser Formveränderung zu neigen.

Nicht allen angelegten Zwischennierenknospen ist ein Aufgehen in dem Gefüge des Zwischennierensystems des erwachsenen Tieres bestimmt. Man kann einmal nachweisen, daß bestimmte Körpergegenden, die, wie z. B. die Zwischenzone, bei jüngeren Embryonen sicher erkennbare Zwischennierenabschnitte enthalten, später nur minimale Haufen oder überhaupt kein Interrenalgewebe mehr aufweisen. Dieses könnte sich zwar bei den Verschiebungen und Verlagerungen anderen Interrenalabschnitten angegliedert haben, indessen machen es Bilder, die sich besonders bei Embryonen von etwa 20 mm in der Zwischenzone, aber in minder ausgedehntem Maße auch an anderen Stellen, bei etwas jüngeren und auch etwas älteren Larven, beobachten lassen, wahrscheinlich, daß in der That eine partielle Rückbildung stattfindet. Inmitten des interrenalen Gewebes, das bei diesen Larven oft ventralwärts von der Aorta zu einem unpaaren Strange verschmolzen ist und diesen wie mit einer Schlinge von ventralwärts her umfaßt (Fig. 323), zeigen sich Zellen mit pyknotischen Kernen, andere mit gelockertem Plasmaleibe, die wie im Schwinden begriffen erscheinen, während die Kerne noch durch ihr helles Aussehen ihre rundliche Form, ihre Größe, die feinere Verteilung des Chromatins den Charakter der interrenalen Zelle wahren. Mit aller Vorsicht kann aus dem Zusammentreffen des topographischen, wie des histiologischen Befundes wohl der Schluß auf ein teilweises Schwinden der Anlagen wesentlich in den Partieen der Zwischenzone gezogen werden: mit diesem Befunde stimmt es auch überein, daß beim erwachsenen Axolotl

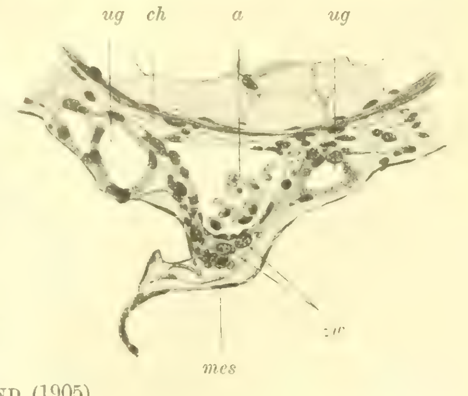


Fig. 323. Schnitt durch eine 23 mm lange Larve von Amblystoma tigrinum. Zwischennierengewebe mit pyknotischen Kernen und zerfallendem Plasma. *a* Aorta. *ch* Chorda. *mes* Radix mesenterii. *ug* Urnierengang. Nach ALBRAND (1905).

jedenfalls beträchtlichere, mit bloßem Auge oder der Lupe sichtbare Zwischennierenabschnitte in dieser Gegend nicht eben häufig gefunden werden. Beim Axolotl wird somit eine Unterzone der vergänglichen Anlagen von zwei Unterzonen persistierender Knospen umfaßt, einer kaudalen, die in ihrer Lage der bei den Squaliden entspricht, und außerdem einer rostralen. Das rostrale Knötchenpaar verlangt besondere Beachtung. Nur bei der ältesten untersuchten Larve von 40 mm Länge vermißte man einmal dieses Glied der Zwischennierenkette, während es (nach einer mündlichen Angabe von Drüner) bei erwachsenen Exemplaren mit bloßem Auge sichtbar anzutreffen war. Leider verbietet die Kostbarkeit des Materials, umfangreichere statistische Erhebungen an diesem Punkt anzustellen; wenn es aber, wie bei dem Embryo von 40 mm, rostralwärts wirklich zu einer Reduktion kommt, dann ist ihr Gebiet nur eng beschränkt, und von den 13—14 primären Zwischennierensegmenten wahren sich mindestens 12 oder etwa 80 % diesen ihren Charakter. Mit der Verschmelzung im kaudalen Abschnitte ist nicht, wie bei Hypogeophis, im vordersten Teile eine Verkürzung verbunden.

Die Lageverschiebungen, die die Ablösungs-, sowie die Wachstums- und die Verschmelzungsprozesse mit sich bringen, verändern in mannigfacher Hinsicht das topographische Bild der Interrenalknospenreihe. Im Zusammenhang mit diesen Erscheinungen soll zugleich auf die syntopischen Beziehungen zu den Organen der nächsten Umgebung eingegangen werden.

Die Anlagerung an die Venen — die Venulae renales efferentes — prägt sich nach erfolgter Ablösung noch inniger aus, als dies schon in der ersten Phase der Organogenese der Fall war (Fig. 319). Immer aber bleibt das Körperchen durch das intakte Endothel von der Venenlichtung geschieden. Diese Thatsache allein würde eine Ableitung der Knospen aus den Elementen der Gefäßwand unthunlich erscheinen lassen, auch wenn nicht der positive Nachweis einer Entstehung aus dem Cölomepithel vorläge.

In den schwanzwärts gelegenen Abschnitten sind es insbesondere die Urniere und die Keimleiste, mit denen das Interrenalorgan durch das Ausscheiden aus dem Gefüge des Epithels in nähere Beziehungen tritt. In der That schmiegen sich die abgelösten Zwischennierenknospen oft derart in das Gewirr der Mesonephroskanälchen hinein, daß man alle Aufmerksamkeit darauf verwenden muß, um sich nicht durch einen lichtungslosen Anschnitt eines Tubulus eine Interrenalinsel vortäuschen zu lassen. Bei genauer Durchforschung der Schnittreihe gelingt es aber stets, beide Gewebe streng zu unterscheiden, wesentlich auch an der unregelmäßigen Form der Zwischennierenhaufen und den Pigmentkörnchen, sowie der ungleichmäßigen Stellung der Kerne, die bei den Nierenkanälchen kleiner und dichter aussehen.

Niemals kam eine innige Verbindung zwischen beiden Organen zur Beobachtung, etwa in der Form der Nebennierenstränge, der dorsalen Zweige der Genitalstränge, aus denen C. K. Hoffmann (1902) die „Rinde der Nebenniere“ bei Salamandra abzuleiten versucht hatte. Immer erwiesen sich die Beziehungen als rein topographisch. Ob sie es waren, die C. K. Hoffmann bei seinen 33 mm langen Embryonen, bei denen er die erste Spur der Zwischenniere wahrzunehmen vermochte, irregeleitet haben, bleibe bei dem Mangel an Nachuntersuchungen des gleichen Objektes dahingestellt. Schon die Länge der Larven macht es indessen unwahrscheinlich, daß sich hier noch „erste Anlagen“ vorfinden lassen sollten. Erhebliche Schwierigkeiten mußte C. K. Hoffmann des weiteren der „Befund von Nebennierenabschnitten“ in der sog. „Zwischenzone“, wo doch Urnierenkanälchen nicht vorhanden sind, für die Theorie des mesonephrischen Ursprungs selbst bereiten. Er griff

zu der Hypothese, daß in dieser Gegend rudimentäre Urnierenkanälchen vorhanden seien — er giebt auch an, bei gezüchteten Larven dergleichen gesehen zu haben, doch könne er über Bau und Zahl nichts Näheres aussagen — Urnierenkanälchen, die ihren Fortsatz zur Bildung der „Rinde der Nebenniere" aussprossen lassen sollten, um dann wieder zu abortieren. Diese gekünstelte Hilfshypothese erledigt sich für Amblystoma durch die oben geschilderten Befunde von selbst, ganz abgesehen davon, daß solche Urnierenkanälchen beim Axolotl nie zur Beobachtung kamen, und in der Form auch niemals mit den Zwischennierenknospen etwa verwechselt werden könnten. Im Gegenteil, schon das Vorkommen in dieser mesonephrosfreien „Zwischenzone" beweist, daß ein primärer genetischer Zusammenhang zwischen Urniere und Interrenalorgan ausgeschlossen werden muß, ganz abgesehen davon, daß der direkte Ursprung mit dem Cölomepithel auch in dieser Gegend sich unmittelbar beweisen läßt (Fig. 319, 320). In den weiter schwanzwärts gelegenen Abschnitten des Körpers treten weiterhin infolge der Verlagerungserscheinungen zwar innige nachbarschaftliche, stets aber sekundäre Beziehungen zwischen den beiden Organen auf. Von den Strangsystemen endlich, die nach Semon die Nebennierenrinde mit Mesonephros und Keimleiste verknüpfen sollen, war bei dem Axolotl ebensowenig wie bei den Cöciliern nach Brauer (1902) etwas wahrzunehmen.

Die Beziehungen zur Keimleiste, die ja von vornherein nie als genetische in Betracht kommen können, vor allem weil die Zwischennierenzone sich weit über den Bereich des Genitalorganes kranialwärts und kaudalwärts hinaus erstreckt, unterliegen leicht anderen fehlerhaften Beurteilungen. Nach den Abbildungen — nicht nach dem Texte — von Srdinko (1900, s. p. 503) könnte der Anschein entstehen, als ob bei Anuren auch lateralwärts der Keimleiste gelagerten Partieen des Peritonealepithels die Fähigkeit zukäme, durch Wucherung interrenales Gewebe zu produzieren. Dem gegenüber ist es von einiger Bedeutung, feststellen zu können, daß beim Axolotl lateralwärts des Keimleistenursprungs stets nur abgelöste, nicht mehr in ihrer primitiven Lagerung verharrende Interrenalkörperchen angetroffen wurden: im Zusammenhange mit dem Muttergewebe wurden stets nur Anlagen medial- oder rostralwärts der Genitalfalte beobachtet. Damit stimmt Brauer's (1902) Angabe von Hypogeophis überein, daß sich die Knospen stets medialwärts und ohne Zusammenhang mit der Anlage der Keimdrüse finden.

Gleichfalls der theoretischen Beziehungen halber, in die bei anderen Amphibiengruppen die Zwischenniere gebracht worden ist, soll hier anhangsweise das Verhältnis der Interrenalanlage zum Pronephros erwähnt werden. Schlagend beweist gerade der Befund des rostralen Zwischennierenpaares die Unhaltbarkeit der Anschauung von Semon (1891), daß man in der „Rinde der Nebenniere" eine kaudale Fortsetzung der Kapsel des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere zu erblicken habe: mit ihrer Lage weit ventralwärts am Leibeshöhlendache und ihrer im Vergleich zu der Kapsel des Vornierenglomus minimalen Größe entsprechen sie am allerwenigsten, ganz abgesehen von ihrem typischen und so ganz anderen Aufbau, den Anforderungen an ein Beweismittel zur Stütze jenes Deutungsversuches; ganz davon zu schweigen, daß wohl bei den Urodelen so wenig wie bei den Cöciliern nach Brauer (1902) eine Kapsel des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere im Sinne Semon's überhaupt existiert.

Im Grundplan der Entwickelung stimmt das Bild der Organogenie der Urodelenzwischenniere vorzüglich zu dem von Brauer (1902) in mustergiltiger Weise für die Cöcilier ermittelten überein. Hier wie dort entstehen von der Vorniere bis zur Kloake einzelne Knospen in der Zwischennierenzone, hier wie dort verschmelzen die aus dem Epithelverbande ausgeschiedenen Haufen zu unpaaren Strängen. Doch nicht in allen Einzelheiten des Entwickelungsgeschehens wiederholen sie sklavisch — und darin liegt die allgemeine Bedeutung der Erforschung der Organogenie bei den Schwanzlurchen — den Werdegang bei jenen. Vor allem fehlt die streng metamere Gliederung vollkommen, und es läßt sich infolge des überaus verlangsamten Verlaufes der ersten Phase mit Sicherheit nachweisen, daß sie auch nicht andeutungsweise primär vorhanden gewesen sein kann: es liegt der Gedanke nahe, die zweifellos bei den Blindwühlen sekundär vermehrte Somitenzahl mit der strengeren segmentalen Gliederung im Entwickelungsverlaufe in Beziehung zu bringen (Drüner). Es stimmt des weiteren nicht die Körperregion

überein, indem der Verlust des antimeren Baues erkennbar wird: trifft dies bei Hypogeophis das Vorderende der Zwischennierenkette, so sind es beim Axolotl gerade die kaudalen Partieen; war dort ein Zugrundegehen an interrenaler Substanz nicht deutlich zu erweisen, so läßt sich für die Schwanzlurche die Entblößung größerer Strecken von Zwischennierenabschnitten zwanglos an der Hand von Befunden auf Reduktionsvorgänge zurückführen. In allen diesen Unterschieden der Cöcilier einerseits und der Schwanzlurche andererseits knüpfen diese aufs glücklichste an die Verhältnisse bei den Selachiern an: in der partiellen Reduktion, in dem Mangel an Metamerie, in den Prädilektionsstellen der Verschmelzung der Antimeren.

Anuren.

Die Entstehung der Zwischenniere bei den Anuren ist zuerst durch SRDINKO (1900) klargelegt und durch SOULIÉ (1903) in ihren genaueren Einzelheiten erforscht worden. Einige wesentliche Lücken der Kenntnisse hat ALBRAND (1905) gelegentlich seiner Axolotluntersuchung ausgefüllt.

Die ersten Spuren einer Zwischenniere zeigen sich bei Larven von Rana fusca, die von der Schnauze bis zum After (partielle Länge nach SOULIÉ 1903) 4,5 mm, total 12 mm messen.

Dieser Zeitpunkt ist jedoch nicht vergleichbar mit dem für die übrigen Wirbeltiere als Beginn der ersten Phase angegebenen: denn es handelt sich bei diesen Kaulquappen um ein Zwischennierensystem, das die ersten Frühstadien der Genese bereits lange überschritten hat. Initiale Sprossen sind von Anuren bisher noch nicht beschrieben und abgebildet worden.

Die Zone, in der bei diesen Larven Interrenalkörperanlagen zur Entwickelung gelangt sind, entspricht in ihrer Längenausdehnung dem kranialen Teile des WOLFF'schen Körpers. Hier begegnet man unter dem Cölomepithel an der medialen Seite der Vorniere kleinen Inseln und Strängen heller, feinkörniger Zellen mit stark färbbaren Kernen: sie greifen zum Teil auf die ventrale Fläche der Urniere über und drängen sich zwischen deren Kanälchen ein. SOULIÉ erinnert ihre Verteilung, wenn auch nur ganz entfernt, an das Bild einer unregelmäßig segmentalen Gliederung. Die Haufen liegen den Venae renales efferentes eng an, berühren aber niemals deren Endothel. Sie scheinen, sagt SOULIÉ (1903), aus dem Cölomepithel hervorzugehen. Bestimmter tritt SRDINKO (1900) für den mesoblastischen Ursprung der Anlage ein. Und wenn auch an wahrhaft initialen Sprossen der unmittelbare Beweis noch nicht erbracht ist, so gestattet doch der Vergleich mit den Verhältnissen bei Amblystoma keinen Zweifel an der Richtigkeit der Anschauung von SRDINKO. Aehnlichen Bildern wie bei den jüngsten oben erwähnten Froschlarven begegnet man bei 7 mm langen Alytesembryonen [1]).

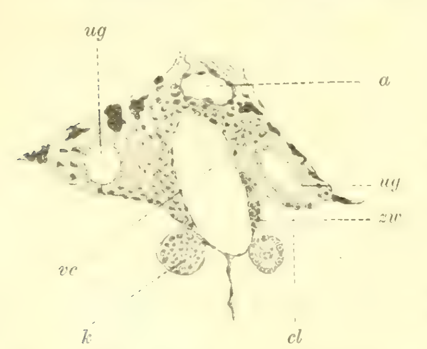


Fig. 323. Schnitt durch eine 19 mm lange Larve von Rana temporaria. Zwischennierenknospe (*zw*) im (?) Cölomepithel (*cl*). *a* Aorta. *k* Keimdrüse. *ug* Urnierengang. *vc* Vena cava. Nach SRDINKO (1900).

1) Ich verdanke die Möglichkeit, Serien dieser Tiere untersuchen zu können, der

SRDINKO (1900) und SOULIÉ (1903) setzen den Beginn der Knospenbildung in eine viel spätere Zeit des Larvenlebens (19 mm totale Länge — 32 mm totale, 10 mm partielle Länge), wie am besten ein Blick auf die Bilder (vergl. Fig. 323) lehrt. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die individuellen Größenvariationen allein zur Erklärung dieser Verschiedenheit ausreichen, vielmehr muß man annehmen, daß es tardive Knospen waren, die ihnen vorlagen, und daß sich hier, wie bei den Schwanzlurchen die erste Phase der Organogenese über einen langen Zeitraum ausdehnt. Ebenso schiebt sich auch das Ende der zweiten Phase der Organogenese weit hinaus.

SOULIÉ (1903) findet noch bei Kaulquappen von 16 mm Mund-Afterlänge, die einen unverkürzten Ruderschwanz, aber bereits wohlausgebildete Extremitäten besitzen, und deren Keimdrüsen als Ovar und Hoden zu unterscheiden sind, das Organ zwar in seinem schwanzwärts gelegenen Teil bereits aus dem Verbande des Cölomepithels gelöst, kopfwärts aber noch in ungestörtem Zusammenhange mit dem Mutterboden.

So zeichnet auch SRDINKO (1900) die Anlagen in gleicher Weise bei 19 und 30 mm langen Larven (Fig. 6, 7) ja sogar noch bei 11 mm langen jungen Fröschen (Fig. 8) im Zusammenhange mit dem Cölomepithel. Nach den Abbildungen und Präparaten[1]) dieses Forschers bietet selbst die jüngste dieser Zwischennierenknospen (Fig. 323) den ganz ungewöhnlichen und auffallenden Befund dar, daß sie sich von einem Punkte des Epithels lateralwärts der Keimdrüsenwurzel erhebt, während sich sonst der Entstehungsbezirk der Zwischenniere als nächster Nachbar der Gekrösewurzel medianwärts der Keimleiste anschließt. Die Annahme, daß es bereits abgelöste Anlagen sind, die zwar in unmittelbarer Nähe des Cölomepithels, aber nicht mehr in ihrer ursprünglichen Lage verharren, kann diese Schwierigkeit beseitigen.

Bei jungen Fröschen nach der Beendigung der Metamorphose ordnen sich die gesonderten Epithelknoten zu langen, unregelmäßig anastomosierenden Strängen, die die Venulae efferentes umflechten. Ob eine Verschmelzung antimerer Partieen; ob eine Rückbildung bei den Anuren vorkommt, ist aus der Litteratur nicht zu ersehen.

Die Wichtigkeit dieser noch ausstehenden Erhebungen wird erst durch die Ueberlegung ins rechte Licht gesetzt, daß im Amphibienstamme die grob-morphologischen Typen der Nebennierensysteme für die niederen und für die höheren Wirbeltiere sich scheiden, und daß für unser Verständnis der Uebergang zu den Amnioten durch diese Lücken recht erschwert wird.

Die Organogenese des Zwischennierensystems der Amnioten.

Bei dem Uebergang von den Amnionlosen zu den Amnioten wird der für das Verständnis der Morphogenese des Zwischennierensystems wichtigste Schritt gethan, der bei den niedrigsten Amniontieren eingeleitet und in seinem Fortschreiten maßgebend und vorbildlich für die gesamte Organogenese bei den höheren und höchsten Wirbeltieren wird.

Es dürfte erlaubt sein, zu vermuten, daß dieses Zusammentreffen mit dem Uebergange von fischähnlich gestalteten, langgestreckten Formen, wie sie den Anuren doch wenigstens im langen Larvenleben eigen, zu dem in der Richtung vom Kopfe zum Schwanze so beträchtlich verkürzten tetrapoden Typus der höher stehenden Lebewesen einen Fingerzeig für das Verständnis dieses seltsamen Unterschiedes bietet.

Freundlichkeit des Herrn Dr. BROMAN, dem ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank sage.

1) Ich möchte Herrn Dr. SRDINKO auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir seine Präparate während seiner Thätigkeit im anatomisch-biologischen Institut zu Berlin demonstrierte.

An die Stelle der primitiven überaus großen Zahl von Knospen tritt eine beträchtlich verringerte und auf einen ungleich engeren Raum eingeschränkte Anzahl von Anlagen: die Vorläufer der reduzierten Dauerform des Systems bei den Haien und den geschwänzten Amphibien schwinden aus dem Entwickelungsgange vollständig, und das Bild, das dort erst als Zwischenstufe nach dem Eingreifen sekundärer Umgestaltungen im Ablaufe des Entwickelungsgeschehens sich zeigte, erscheint nunmehr als Anfangsstadium des gesamten Werdeganges. Um gleichsam dieses Ausfallen früherer Entwickelungsstadien noch handgreiflicher vor Augen zu führen, geht dieser Vorgang einher mit einer auffälligen Verschiebung des Knospungsbeginnes auf einen weit späteren Zeitabschnitt der Entwickelung.

4. Reptilien.

Ueber die Entstehung der Nebenniere bei den Reptilien, insbesondere über die Frühstadien ihrer Geschichte sind wir nur außerordentlich schlecht unterrichtet: diese Lücke in unseren Kenntnissen wird um so empfindlicher fühlbar, als gerade bei diesen niedrigsten Amniontieren das System der Zwischenniere wichtige Abänderungen in der Genese erfährt, ohne deren genaue Erforschung sich unserem Verständnis keine Brücke von den klaren und einfachen Verhältnissen bei den Amnionlosen zu den verwickelten und oft schwer deutbaren Vorgängen bei den höheren und höchsten Wirbeltieren eröffnet. Als weiterer recht bedauerlicher Umstand kommt hinzu, daß sich die Bruchstücke unserer Erfahrungen sehr ungleichmäßig über die verschiedenen Ordnungen und Familien der Reptilien verteilen: während die Hydrosaurier, die Schildkröten und die Krokodile, so gut wie gar keine Beachtung gefunden haben — nur ältere Angaben von Rathke (1866) und eine ganz kurze beiläufige Erwähnung in Wiedersheim's (1890*) Arbeit über die Entwickelung des Harngeschlechtssystems dieser Tiere liegen in der Litteratur vor — sind die Lepidosaurier oder Plagiotremen, häufiger aber von diesen auch wieder nur die Echsen, nur selten Vertreter der Schlangen zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden.

Chelonier.

Bei der europäischen Sumpfschildkröte Emys europaea var. taurica (Eutraria), die als Vertreter der Chelonier zur Erforschung der Organogenese der Zwischenniere diente, beginnt die erste Phase zu einer Zeit, da das Sehorgan schon auf einer beträchtlichen Entwickelungshöhe angelangt, z. B. die Linse bereits abgeschnürt und nur mit einem spaltförmigen Hohlraum versehen, aber von seiner morphologischen Ausgestaltung noch weit entfernt, der Opticus noch hohl und die Schichtung der Netzhaut noch nicht kenntlich ist; da im Gehörorgan eben die ersten Umwandlungs- und Sonderungsvorgänge sich einleiten; da der Kiemenapparat mit drei durchgängigen Spalten kurz vor der Entwickelungsstufe steht, die er überhaupt erreicht. Im Harngeschlechtssystem hat die Vorniere eben den Höhepunkt ihres Lebens überschritten, die Urniere ist stark entwickelt und der Wolff'sche Gang schon lange in die Kloake durchgebrochen. Die Anlagen der Keim-

drüsen stellen erst ganz seichte, flache Erhebungen dar, und zahlreiche der noch stark dotterhaltigen Archigonocyten liegen außerhalb ihres Bereiches in der Gekrösewurzel. Die Länge der Embryonen beträgt, nach der Krümmung gemessen, etwa 9—10 mm.

Da gerade ein Embryo mit nur einer einzigen — also sicherlich initialen — Zwischennierenknospe zur Beobachtung kam, während drei andere ihm im Entwickelungsgrade sehr nahestehende keine Anzeichen der Wucherung am Peritonealepithel erkennen ließen, so erfreuen sich die Zeitangaben einer gewissen Vertrauenswürdigkeit, und man darf, ohne den Boden der Thatsachen zu verlassen, aus dem Vergleich mit Scyllium (p. 469) und Amblystoma (p. 489), mit dem Selachier wie mit dem Amphibium, schließen, daß das Erscheinen der ersten Zwischennierenknospe gegenüber dem Verhalten der Anamnier in einen späteren Abschnitt der Entwickelung fällt.

Der Zeitraum, während dessen man im Cölomepithel Zwischennierenknospen auffindet und somit die Möglichkeit tardiver Neubildungen einzuräumen gezwungen ist, dehnt sich ziemlich lange aus: erst kurze Zeit vor dem Auftreten der Nachnierenknospen bei einem Embryo mit weit zurückgebildeter Vorniere, einer mächtigen Keimfalte, mit einem Sehorgan, das einen soliden Opticus und eine solide Linse aufweist, sowie mit völlig differenziertem Labyrinthbläschen, einer Frucht von 12,5 mm Länge, sucht man vergebens nach ihnen.

Die Zwischennierenzone liegt an ihrer typischen Stelle, am Leibeshöhlendache unmittelbar medialwärts vom medialen Umfange des Mesonephros, unmittelbar lateralwärts von der Gekrösewurzel (Fig. 324, 325). Sie erstreckt sich über den Bereich von acht bis neun Spinalknoten, vom 6. bis zum 14. oder 15. Paare; beginnt etwas rostralwärts vom Schwanzende der Vorniere, drei Segmente rostralwärts vom Kopfende der Keimfalte, nicht ganz soweit vor dem Abgange der Arteria omphalo-mesenterica aus der Aorta; endet kurz vor dem Schwanzende der Geschlechtsdrüsenanlage, etwa drei bis vier Spinalknoten rostralwärts vom Anfange der Kloake.

Eine Lücke in der zur Verfügung stehenden Entwickelungsreihe, in der sich an den jüngsten Embryo mit nur einer Knospe sogleich etwas zu alte mit einer bereits namhaften Anzahl, und zwar zum großen Teile, besonders in den kaudalen Abschnitten der Zone, abgelöster Interrenalhaufen anschlossen, macht es unmöglich, mit absoluter naturwissenschaftlicher Sicherheit auf Grund direkter Beobachtung die Anzahl der Zwischennierensegmente anzugeben. Die genannte Zahl bedarf der Rechtfertigung, wenigstens was die kaudale Grenze anlangt, während die vordere unmittelbar beobachtet ist.

Die am meisten schwanzwärts gelegene Knospe, die im Cölomepithel lag, entspricht dem 10. Spinalknoten, so daß also eine Kette von vier Segmenten absolut gesichert ist. Die angenommene hintere Grenze entspricht dem Ende der Zwischennierenkette bei einem etwas älteren Embryo, der noch rostralwärts Sprossen im Epithel aufwies. Ein Anhaltspunkt für eine Verschiebung der Knospenkette ist in der Lage und Form der Glieder nicht gegeben; die einfachste Annahme erscheint, daß diese in den entsprechenden Particen des Peritonealepithels entstanden sind, sich dann abgelöst haben und direkt dorsalwärts gerückt sind. Immerhin muß unumwunden zugestanden werden, daß es eben nur eine Annahme ist, aber eine, die, wie sich zeigen wird, dem für die theoretischen Anschauungen ungünstigsten Falle entspricht.

Nach dieser Zählung würden auf die zwölf bis dreizehn Somiten, die das distale Ende des Pronephros (Spinalknoten 5) und das proximale Ende der Kloake (Spinalknoten 17—18) trennen, acht bis neun oder rund 66,7 Proz. Zwischennierensegmente entfallen: mithin bedeutend weniger, als bei den Amphibien (80 Proz., p. 491), geschweige gar bei den Haien (100 Proz. p. 470). Diese Verringerung geht zwar Hand in

Hand mit der der Segmente zwischen den beiden angegebenen Punkten beim Uebergang vom Amnionlosen zum Amnioten, ist ihr aber nicht prodortional, sondern übertrifft sie um ein Beträchtliches. — Zum kleineren Teile entfällt die Somiteneinbuße auf den kranialen Abschnitt der Zwischennierenzone, der bei weitem größere auf ihren Schwanzabschnitt (8,3 Proz. gegen 25 Proz. gleich 33 Proz. im ganzen).

In der Zwischennierenzone bilden sich eine große Anzahl meist nahezu kugelförmiger Zellenhaufen (Fig. 324 u. 325), die mehr oder minder stark über die Flucht des Cölomepithels hervorragen, mit einem im allgemeinen weit größeren Abschnitte sich in das Stützgewebe hineinwölben. Einige wenige sitzen mit breiter Grundfläche dem

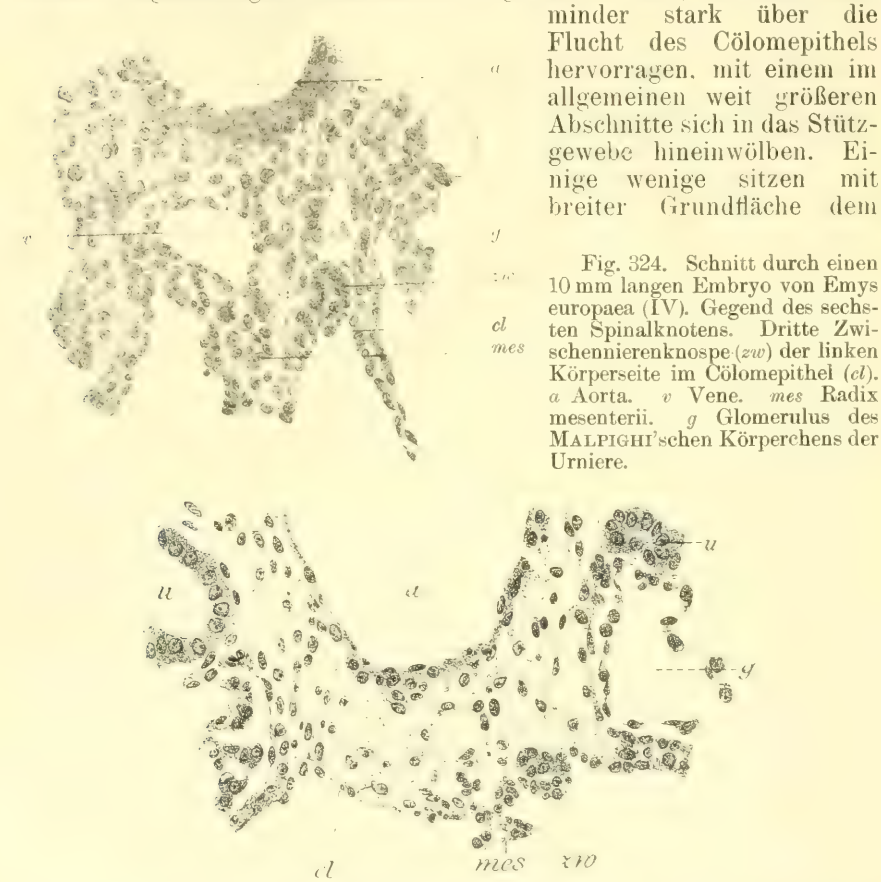


Fig. 324. Schnitt durch einen 10 mm langen Embryo von Emys europaea (IV). Gegend des sechsten Spinalknotens. Dritte Zwischennierenknospe (*zw*) der linken Körperseite im Cölomepithel (*cl*). *a* Aorta. *v* Vene. *mes* Radix mesenterii. *g* Glomerulus des Malpighi'schen Körperchens der Urniere.

Fig. 325. Schnitt durch einen 10,5 mm langen Embryo von Emys europaea (V). Gegend des sechsten Spinalknotens. Rostrale Zwischennierenknospe (*zw*) der linken Körperseite im Cölomepithel (*cl*). *a* Aorta. *u* Urnierenkanälchen. *g* Glomerulus des Malpighi'schen Körperchens der Urniere. *mes* Radix mesenterii.

Epithel auf und ragen keilförmig zugeschärft dorsalwärts in das Gallertgewebe. Gegen dessen durchsichtige Grundsubstanz setzt sich der auf dem Schnitte nahezu kreisförmige oder ovale, lichte, zartgekörnte Protoplasmaklumpen allseitig scharf ab. In seinem Inneren ruhen zahlreiche, kugelförmige oder ellipsoidisch gestaltete Zellenkerne, meist mit nur wenig Chromatinbröckchen und einem einzigen Nucleolus, während Zellengrenzen nicht sichtbar sind. Vom Epithel der Kapsel des Malpighi'schen Körperchens der Urniere ist sein

Umfang durch einen breiten Streifen vom Stützgewebe geschieden. Die Größe der Knospen wechselt, ihr Aufbau ist stets der gleiche.

Die Ausgangsform des Organes ist somit auch für die Schildkröte die eines Systems von Zwischennierenhaufen: kein einheitliches Organ, keine Zwischenniere, sondern ein Zwischennierensystem bildet sich bei Emys, wie bei den Anamniern.

Das Urteil über die räumliche und zeitliche Verteilung des Knospen in der Zwischennierenzone wird durch die Lücke in der Entwickelungsreihe unangenehm erschwert. Mit Sicherheit kann gesagt werden, daß schon bei sehr jungen Stadien von wenig mehr als 10 mm Länge die Anordnung eine durchaus regellose ist und sich nicht an irgendwelche morphologisch ausgezeichnete Punkte gesetzmäßig anschließt, seien es nun die Somiten, seien es die Venulae efferentes, seien es die MALPIGHIschen Körperchen der Urniere. Wenn also ursprünglich eine regelmäßige Gliederung vorhanden war — bei dem Fehlen eines objektiv beweisenden Befundes soll jede Ansicht über diesen Punkt unterdrückt werden —, so muß sie jedenfalls schnell und spurlos schwinden. Stets sind mehr Knospen anzutreffen, als mit irgend einem morphologischen Gesetze, zumal dem der Metamerie, vereinbar ist. — Die Zeitfolge im Auftreten der interrenalen Sprossen bleibt in gleicher Weise, aus gleichem Grunde, wie die örtliche, unsicher. Die früheste initiale Knospe lag kurz vor der Höhe des achten Spinalknotens, in welcher Reihenfolge sich ihr die weiteren initialen, wie die Spätsprossen anschließen, ist nicht zu sagen: sicher aber ist es, daß recht rasch der gesamte Raum der Zwischennierenzone von ihnen besetzt wird, denn die Embryonen, bei denen sie sich schon über die meisten, ja über alle Zwischennierensegmente ausdehnen, sind im Alter nicht eben viel gegenüber jener jüngsten Schildkröte fortgeschritten: die Kiemenspalten 1—4 sind durchgängig, im Sehorgan hat die Linse ihren Hohlraum noch nicht gänzlich eingebüßt, im Gehörorgan ist die Sonderung des Sacculus und Utriculus, an jenem die Anlage der Cochlea, an diesem die der Bogengangstaschen erkennbar. Die Vorniere ist etwas weiter zurückgebildet, ihr freier Glomus auf den Bereich von einem und einem halben Spinalknoten zusammengeschrumpft. Die Keimfalte bildet eine starke Leiste, die Archigonocyten enthalten im allgemeinen keinen Dotter mehr.

Die Bildung der Zwischennierenknospen im distalen Abschnitte der Ursprungszone ist somit nicht durch die direkte Beobachtung bewiesen, und besonders bei ungeeigneter Behandlung der Objekte, können in dieser Gegend zwei Täuschungsquellen — die Zellenhaufen des Sympathicus und die Keimdrüsenstränge — nicht selten den Interrenalinseln recht ähnlich sehen. Sie kommen aber nur für den am meisten kaudalwärts gelegenen Abschnitt jenseits des elften Spinalknotens in Betracht, denn kopfwärts von diesem sind beide schon nach ihrer Lageanordnung sicher vom interrenalen Gewebe zu unterscheiden. Die Hauptmassen des Sympathicus liegen nämlich am dorsalen Umfange der Aorta und entsenden nur sehr spärliche und kleine, eng an die Gefäßwand sich schmiegende Zellendetachements ventralwärts, die höchstens bis zur halben Höhe der Aorta hinabreichen und so schon durch ihre Verbindung mit jenen ihren nervösen Charakter offenbaren. Die Keimdrüsenstränge anderseits halten sich eng an ihren Ursprungsort, die Keimfalte, ein Gebiet des Cölomepithels weit lateralwärts von dem der Zwischennierenzone. Bei passender Färbung mit Hämatoxylin-Eosin unterscheiden sie sich unverkennbar vom Zwischennierengewebe, und das Gleiche gilt für die Sympathicushaufen, die schwanzwärts vom elften Ganglion entsprechender Embryonen allmählich in immer größerer Zahl die Aorta ventralwärts umlagern, selbst wenn strangförmige oder zellige Verbindungen mit dem Grenzstrange nicht ohne weiteres die Identifizierung erleichtern. Immerhin bieten die Beobachtungen über die Aehnlichkeit der Organanlagen, zumal bei nicht passend geführter technischer Behandlung, einen schätzbaren Hinweis auf die Mög-

lichkeit von Irrtümern, die in der Litteratur bei anderen Reptilien untergelaufen sein können.

Bleibt noch der Einwand, daß die Knospen im distalen Abschnitt anderen Ursprungs sein könnten, denn im vorderen. Es müßten dann gerade in dem kleinen, kaudalen Abschnitte Sympathicuszellen oder Keimdrüsenstränge oder der Mesonephros das interrenale Gewebe liefern, die in einem großen kranialen Teile genau ebenso vorhanden sind und es dort nachweislich nicht thun, teilweise, wie die Geschlechtsorgananlage, es überhaupt nicht thun können, da sie in einem noch weiter rostralwärts gelegenen Abschnitte der Zwischennierenzone überhaupt nicht zur Anlage kommen. Daß diese einleuchtende Unwahrscheinlichkeit den leider noch fehlenden exakten Beweis durch direkte Beobachtung nicht ersetzen kann, braucht kaum betont zu werden, ebensowenig, daß sich für einen solchen andersartigen Ursprung aus den Befunden bei passender Färbung kein einziger Anhaltspunkt ergiebt, die Bilder dagegen, die im kranialen Teile nach der Ablösung entstehen, aufs genaueste identisch sind mit denen, die man im hinteren Abschnitte von den freien Knospen erhält; einer einfachen, einheitlichen Auffassung aber ist immer der Vorzug vor einer verzwickten Hypothese gegeben.

Sehr frühzeitig setzen bei Emys die Erscheinungen der zweiten Phase ein, ihr genauer Beginn ist der Lücke halber nicht zu bestimmen. Jedenfalls aber mischen sich schon bei Schildkröten, die nur wenig älter als der allerjüngste unserer Reihe sind, den in ihrer ursprünglichen Lage im Cölomepithel verharrenden Sprossen frei im Stützgewebe zwischen Aorta, Urniere und Leibeshöhlendach gelegene, abgelöste Zwischennierenhaufen bei. — Der Ablösungsvorgang verläuft für die einzelne Knospe in der denkbar einfachsten Art: man findet — allerdings nicht häufig — solche, deren Grundfläche schon zu einem Teil von Bauchfellendothel bekleidet ist, während der andere noch fest in dessen Gefüge ruht. Stielbildungen kommen selten zu Gesicht und stellen dann breite Stränge dar: man kann daraus schließen, daß der Prozeß rasch verläuft, sobald er einmal begonnen hat. — Die Lösung der Gesamtsystems als solchen unterliegt bei Emys, soweit man urteilen kann, keiner streng geregelten Folge: es scheinen indessen die Knospen rostralwärts vom Ursprunge der Omphalo-mesenterica und unter diesen vielleicht die ersten initialen sich verhältnismäßig erst spät vom Epithel zu lösen, später als die zum Teil wohl sicherlich jüngeren Sprossen distalwärts von jenem Punkte. Wenigstens sieht man bei den ältesten Schildkröten mit Erscheinungen der ersten Phase, daß stets die rostralen Sprossen im Epithel ruhen, ein Bild, das allerdings auch durch einen tardiven Ursprung zu stande kommen könnte. Es erinnert dieses Verhalten an Amblystoma, bei dem auch die rostralen Kettenglieder sich durch längeres Haften am Mutterboden auszeichnen, trotz ihres dort sicher bezeugten initialen Charakters. — Eine Aenderung des feineren Baues ist mit dem Lösungsvorgange nicht verknüpft: nur streben sie in der neuen Lage fast sämtlich der Kugelgestalt zu (Fig. 326).

Die syntopischen Umwälzungen, die durch die Ablösung vom Cölomepithel bedingt werden, sind nicht für alle Knospen der Zwischennierenkette die gleichen. Die rostralen Haufen zeigen nicht dieselbe Beweglichkeit wie die weiter distalwärts entstandenen Sprossen. Sie bleiben in alter Anhänglichkeit an den Mutterboden nahezu an Ort und Stelle liegen, wandern um wenige Mikromillimeter weit in das Stützgewebe hinein (Fig. 327). Die anderen eilen viel schneller und weiter dorsalwärts bis zum ventralen Umfange, ja bis zur halben Höhe der Aorta hinauf (Fig. 328).

Die meisten von ihnen gewinnen alsbald außerordentlich innige Beziehungen zu den hier im Gallertgewebe verlaufenden buchtigen

Venenstämmchen, deren Wand sie sich außerordentlich innig anlagern: besonders wenn eine Knospe den Raum zwischen zwei Ge-

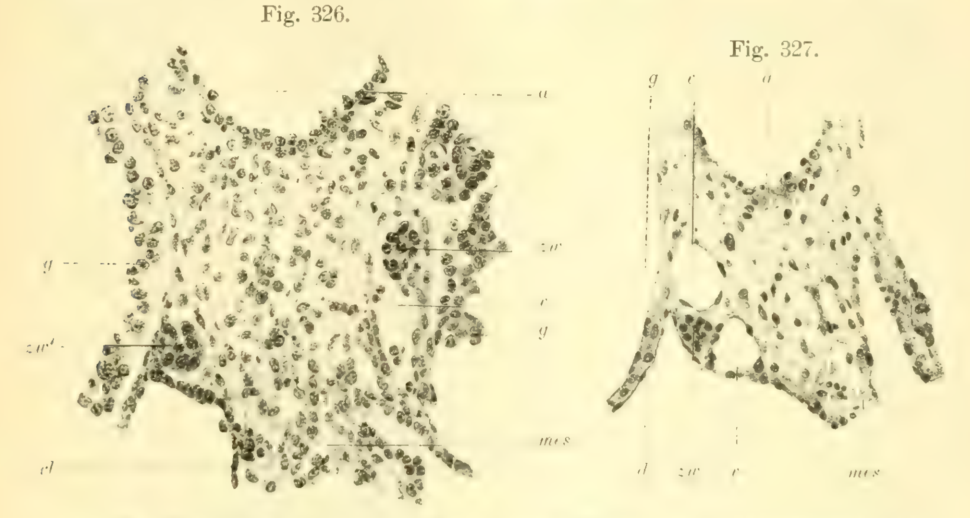


Fig. 326. Schnitt durch einen 10 mm langen Embryo von Emys europaea (IV). Gegend des achten Spinalknotens, kurz vor der Wurzel der Arteria omphalo-mesenterica. Die Zwischennierenknospe (*zw*) vom Cölomepithel (*cl*) abgelöst, rechts (*zw'*) dicht der Kapsel des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere anliegend. *a* Aorta. *g* Glomerulus des MALPIGHI'schen Körperchens. *r* Vene. *mes* Radix mesenterii.

Fig. 327. Schnitt durch einen 10,5 mm langen Embryo von Emys europaea (V). Gegend des siebenten Spinalknotens. Zwischennierenknospe (*zw*) rechts, vom Cölomepithel (*cl*) abgelöst, ihm noch dicht anliegend, in der Nähe zweier kleiner Venen (*r*). *a* Aorta. *g* Glomerulus des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere. *mes* Radix mesenterii.

fäßen erfüllt, so macht es förmlich den Eindruck, als ob sie im Gefäße läge, allseitig bekleidet von dessen Endothelhäutchen. Es handelt sich bei Emys besonders deutlich um einen Neuerwerb der Beziehungen zu den Gefäßen, denn die primitiv gelagerten Knospen zeigen durchaus nicht, wie z. B. bei Amblystoma, von vornherein so innige Beziehungen zu ihnen. Genau das Gleiche gilt für den zweiten Erwerb an neuen topographischen Beziehungen: denen zur Urniere. Auch in diesem Punkte verhalten sich nicht alle Knospen gleichartig.

Die rostralen sind es im wesentlichen, die bei älteren Embryonen in einer überaus innigen Nachbarschaft besonders zu einzelnen MALPIGHI'schen Körperchen angetroffen werden. Auf Fig. 326 ist der Fall der engsten Anlagerung abgebildet, der bei jüngeren Embryonen (IV) zur Beobachtung kam. In der That, das Epithelhäufchen (*zw'*) schmiegt sich dem Epithel der Glomeruluskapsel aufs dichteste an. Auf dem Nachbarschnitte in der Serie hängt indessen auch dieses Körperchen durch einen breiten Zellenstiel mit dem Cölomepithel zusammen, und bei genauem Zusehen gelingt es — bei Durchmusterung aller Einstellungsebenen mit Hilfe der Mikrometerschraube besser als auf der nach einer Ebene gezeichneten Abbildung — eine zarte Faserlage nachzuweisen, die Knospe und Glomeruluskapsel trennt. Später aber, bei älteren Embryonen, werden die Beziehungen der rostralen Knospen zur Urniere immer inniger und inniger (Fig. 329), sodaß der histio-

logische Nachweis einer trennenden Stützgewebslamelle nahezu unmöglich wird. Die durch die Entwickelungsreihe vermittelte Einsicht in das Werden dieser Verbindung, die zwei primär vollkommen getrennte Organe miteinander so innig verknüpft, schützt vor dem Irrtum, ihr einen primären genetischen Charakter zuzusprechen. Besonders



Fig. 328. Schnitt durch einen 12,5 mm langen Embryo von Emys europaea (VII). Gegend des elften Spinalknotens. Zwischenniereninseln (*zw*) im Stützgewebe zwischen Aorta (*a*), Radix mesenterii (*mes*) und Urnieren (*u*). *sy* Sympathicusanlagen. *v* Venen. *k* Keimfalte. *ch* Chorda. *rc* Ramus communicans.



Fig. 329. Schnitt durch einen älteren Embryo von Emys europaea (i). Gegend des elften Spinalknotens. Rostrale Zwischennierenknospen (*zw*) in innigster Anlagerung an die Kapsel des Malpighi'schen Körperchens der Urniere. *a* Aorta. *aom* Arteria omphalo-mesenterica. *sy* Sympathicusanlage. *g* Glomerulus des Malpighi'schen Körperchens der Urniere. *k* Keimfalte. *mes* Radix mesenterii.

unterstützt wird aber diese Ansicht durch das Verhalten der distalen Hauptmenge der Sprossen: denn bei ihnen ist von dem Erwerbe so inniger Beziehungen zur Urniere nichts zu beobachten. Ihr Verhalten ähnelt vielmehr dem der entsprechenden Inseln bei den Urodelen. Bei beiden aber sind die Verbindungen mit dem Mesonephros rein sekundär erworben, nicht wie beim Hai durch die Lagebeziehungen der Entstehungsbezirke primär bedingt, bei allen aber rein topographischen, nicht genetischen Charakters.

Um dieses Ergebnis für Emys sicherzustellen, wurden eine Anzahl jüngerer Embryonen auf das Verhalten der Urniere zum Cölomepithel untersucht: es fanden sich in der That bei einer sehr viel jüngeren Schildkröte, als es dem Beginn der Zwischennierenentwickelung entspricht, kurze dicke Zellenstränge, die beide Organe miteinander verbanden. Es ließ sich jedoch nachweisen, daß diese völlig verschwunden waren, ehe es zur Knospung am Peritonealepithel kommt, und sie somit an der Genese des Interrenalsystems vollkommmen unbeteiligt sind (Poll 1904).

Während so die Frage der Beziehungen zwischen Mesonephros und Interrenalanlage als hinreichend geklärt betrachtet werden kann, ist dies für das Verhältnis zu der Geschlechtsdrüsenanlage nicht möglich, da die Lücke in der zur Verfügung stehenden Entwickelungsreihe bei jüngeren Embryonen zwar nicht einen genetischen, aber einen topischen Zusammenhang verschleiern könnte. Bei nur wenig älteren Schildkröten, die noch kranialwärts Sprossen am Cölomepithel zeigten, kann indessen mit Sicherheit festgestellt werden, daß eine Verbindung zwischen Teilen der Geschlechtsorgananlage und dem Interrenalsystem nicht existiert — und das gilt nunmehr für die gesamte Entwickelungsreihe bis zu den ältesten Embryonen. Bei 5—6 cm langen Schildkröten ist die topographische Beziehung wieder viel inniger infolge der Rückbildung der Urniere, die bei älteren Embryonen beide Organe auf eine weite Strecke hin trennte. Sollten also ehedem wirklich Zusammenhänge irgend welcher Art Zwischennierenknospen und Geschlechtsorgane verknüpfen, wofür aber nicht der Schatten einer Wahrscheinlichkeit spricht, so müssen diese alsbald und restlos verschwinden, rascher als die noch gut nachweisbaren genetischen Verbindungen mit dem Cölomepithel. Wenn aber auch in der Lücke der vorliegenden Entwickelungsreihe keine Anhaltspunkte für eine Verknüpfung sich nachweisen lassen sollten, dann würde Emys sich genau dem Verhalten der Anamnier anschließen.

Außer den syntopischen Veränderungen greifen auch bei Emys in die nachträgliche Umformung des Zwischennierensystems Verkürzungsvorgänge seiner Längenausdehnung ein: und zwar wirken hier beide Faktoren, die in dieser Richtung sich bethätigen können, die ontogenetische Reduktion und die Konzentration, unter Verschmelzungserscheinungen gemeinsam. Trägt man die Längenausdehnung des Systems, gemessen an dem jeweils für jeden Embryo gültigen Maßstabe, den Spinalknoten, als Ordinaten, die Embryolängen unter gebührender Berücksichtigung des allgemeinen Entwickelungsgrades als Abscissen auf, so erhält man die ausgezogene Kurve auf Fig. 381. Ihr steiler Anstieg bedeutet, daß die gesamte Zwischennierenzone verhältnismäßig rasch von Knospen besetzt wird, ihr sanftes Abfallen, daß langsam die Länge des interrenalen Systems sinkt, oder mit anderen Worten, daß das Mißverhältnis zwischen Größe der Schildkröte und Länge der Zwischennierenzone sich langsam, aber unaufhaltsam steigert: schließlich ist sie auf nur noch etwas über 7 Proz. oder, wenn man selbst von dem niedrigsten Werte bei 28 mm (Emys XIV) absieht, auf 17 Proz. ($c'' d''$ gegen $b'' d''$) ihrer ursprünglichen Größe zusammengeschrumpft. Dieser Wert ist auf der Senkrechten, die in dem Punkte der höchsten Erhebung der Kurve entspricht, durch ihren verstärkten Abschnitt angegeben.

Diese Verkürzung ist auch in den absoluten Maßen nachweisbar und geht auf zwei verschiedene Ursachen zurück: auf partielle

Rückbildung der abgelösten Knospen und auf Lageverschiebungen des erhaltenen Zwischennierengewebes.

Am rostralen Ende der Reihe verlieren einzelne Epithelhaufen ihr charakteristisches Aussehen, ihr Bau wird lockerer, der dichte, feingekörnte Zellenleib schwindet, in den Kernen treten pyknotische Figuren auf (Fig. 330). Lücken in der Knospenkette werden sichtbar, ein Bezirk, der ehedem, bei jüngeren Embryonen, zur Zwischennierenzone gehörte, liegt frei von Knospen da und verliert so diesen seinen Charakter. Durch Beobachtungen solcher Art kann der Verlust an interrenalem Gewebe rostralwärts des Abganges der Arteria omphalo-mesenterica, in dem Raume zwischen den Spinalganglien 6 und 9 nachgewiesen werden. Dieser Unterabschnitt der Zona interrenalis stellt sich als die Zone der vergänglichen Anlagen dar. Sie liegt hier nicht wie bei Amblystoma in der Mitte, sondern wie beim Hai am rostralen Ende des Zwischennierensystems.

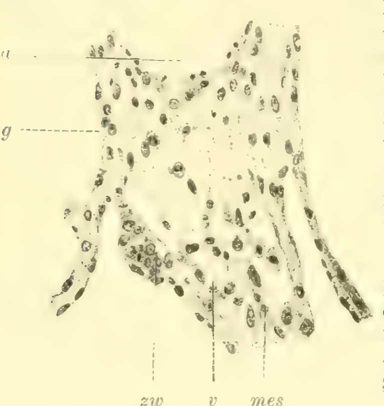


Fig. 330. Schnitt durch einen 10,5 mm langen Embryo von Emys europaea (V). Gegend des achten Spinalknotens. Eine Zwischennierеninsel (*zw*) von gelockertem histiologischen Aufbau, in der Auflösung begriffen. *a* Aorta. *g* Kapsel des Malpighischen Körperchens der Urniere. *v* Vene. *mes* Radix mesenterii.

Wenn, was sehr wahrscheinlich ist, hier bereits Knospen rückgebildet und nicht mehr nachweisbar, kaudalwärts indessen noch junge Sprossen in der Entwickelung begriffen sind, so kommt man zu der Vorstellung, daß insgesamt noch mehr Körperabschnitte ursprünglich Zwischensomiten gewesen sein mögen mehr jedenfalls, als oben (p. 499) auf Grund aller gleichzeitig wahrnehmbaren Knospen angenommen wurde.

Die Lageverschiebungen, denen besonders am distalen Ende die Verkürzung zur Last fällt, hängen aufs innigste mit den Verschmelzungserscheinungen zusammen, die die Vielzahl der gesonderten Körperchen zu einem einheitlichen Körper umformen. Die abgelösten Knospen wachsen heran, sie wandeln sich in Stränge um, die meist zu der Längsachse des Körpers parallel gerichtet sind. Das ist nicht ganz gleichmäßig in der gesamten Zwischennierenzone der Fall. Gleicht auf jüngeren Entwickelungsstufen das System einem langgestreckten Archipel von lauter kleinen Inselchen, die sich nur wenig in ihren Abmessungen unterscheiden, so findet sich bei etwas älteren Embryonen, in der Höhe etwa des zweiten Vierteils der Keimfalte, ein Dichtigkeitsmaximum, das die meisten und die größten Inseln umfaßt: zwar bleiben sie auch hier durch zahlreiche Meeresarme getrennt und keine ihrer Größe nach als Kontinent imponierende Masse wird sichtbar. Nach dem Kopfe hin sinkt die Dichtigkeit schnell, nach dem Schwanze hin langsam ab. Bei ein wenig älteren Schildkröten, die bereits eine minimale Nachnierenknospe aufweisen, beginnen in der Höhe des Dichtigkeitsmaximums die Inseln zu größeren Massen zu verschmelzen. Es entstehen auf diese Weise eine Anzahl umfangreicher Komplexe, deren vielbuchtige Küstengliederung aufs deutlichste an einzelnen Stellen die Grenzen der ehemaligen Einzelknötchen er-

kennen läßt, aus denen sie durch Konkrescenz entstanden sind. In ihrer Lage entsprechen sie etwa dem rostralen Dritteil des Keimorganes, kleine Inselchen umschwärmen sie aber noch immer in reicher Zahl. An dieser Stelle liegt bei Embryonen, die schon eine recht große Nachnierenknospe besitzen, deren Vornierenglomus zu einem unscheinbaren Gebilde zusammengeschrumpft ist, im wesentlichen ein einheitlicher Kontinent von interrenalem Gewebe, wieder aber von zahllosen kleinen Inseln umgeben. Seine Gestalt hat sich die vielbuchtige Gliederung, die Halbinsel- und Meerbusenbildung, aufs deutlichste bewahrt, wie am besten die graphische Rekonstruktion erkennen läßt. Auch die weiter kranialwärts gelegenen Interrenalmassen zeichnen sich bei den Embryonen dieser Größen durch ihren Umfang aus: die am Kopfende des Systemes gelegenen heben sich durch ihre rundliche Form, durch die innige Anlagerung an den Mesonephros von den übrigen ab, lassen sich aber später in dieser Form nicht mehr nachweisen. Die wenigen, großen Inselmassen fließen so zu einem Hauptkörper zusammen. Im Gegensatz zu der ausgiebigen Verschmelzung in der kranio-kaudalen Richtung läßt dieser Prozeß bei Emys die Antimerie ganz ungestört: die beiden Hauptkörper bleiben stets durch die Medianebene geschieden.

Es gehen durchaus nicht alle Knospen in das Gefüge der Hauptorgane ein: von den am rostralen Ende der Reduktion anheimfallenden Knospen war schon die Rede. Nicht selten aber findet man noch eine Zeitlang, weit vor dem Kopfende des eigentlichen Zwischennierenkörpers, besonders im Wurzelgebiete der Omphalo-mesenterica, kleine Zellenhäufchen, die der Reduktion und der Konkrescenz entgangen sind. Es charakterisiert sich dadurch auch für Emys im wesentlichen die Zone der abortierenden Anlagen als Zone der Nebenkörperchen, die Zone der Daueranlagen als die des Hauptkörpers. Wie lange bei der Schildkröte Zwischennierenbildungen sich erhalten, ob sich ferner auch durch nachträgliche Abspaltung vom Hauptkörper auf dem Wege der sekundären Entstehung solche Körperchen entwickeln können, ist nicht zu sagen, vom erwachsenen Tier sind keine beschrieben. Nur ein Fall, der, ehedem recht unverständlich, jetzt im Lichte der Embryologie sehr klar wird, ist durch PETTIT (1896) von Testudo mauretanica bekannt geworden: hier bildet die Nebenniere nicht einen einheitlichen Körper, sondern einen Haufen kleiner Inselchen auf der ventralen Nierenfläche. Diese Einrichtung, die genau dem Nebennierensystem, d. h. einer Vielzahl aus „Rinde“ und „Mark“ aufgebauter Körperchen der Amphibien, besonders der Urodelen und Cöcilier entspricht, und bei Schlangen, Echsen und Krokodilen völlig ohne Analogon dasteht, erweist sich als Hemmung der Konkrescenz, es sei denn, daß man sich zu der absurden Anschauung einer sekundären Zerfällung nach bereits eingetretener Verschmelzung bequemen wolle.

Die Konkrescenz geht nun unter dem Bilde einer erheblichen Konzentration vor sich: der verschmolzene Hauptkörper mit seinen Trabanten nimmt immer einen geringeren Raum als die Knospenkette ein und ändert dadurch zugleich in großem Maßstabe seine syntopischen Beziehungen zur Umgebung.

Ehedem überragte die Zwischennierenzone das Keimorgan und den Ursprung der Omphalo-mesenterica um ein großes Stück rostral-

wärts. Beide, das Gefäß wie das Kopfende der Geschlechtsfalte, kreuzt das Kopfende der Zwischenniere auf seinem Wege schwanzwärts, jenes etwas früher, dieses etwas später, um dann dauernd distal vom Beginn der Keimdrüse zu lagern. Die Gesamteinbuße am proximalen Ende beträgt etwa fünf Segmente. Das Schwanzende der Keimleiste wird von dem der Interrenalzone zunächst nicht erreicht; aber infolge einer geringen Verschiebung kaudalwärts, zusammen mit einer Verkürzung der Keimfalte, nähern sie sich, fallen sogar eine Zeitlang zusammen; dann aber verkleinert sich die Zwischenniere schneller als das Geschlechtsorgan, und so kommt ihr kaudales Ende rostralwärts von dem Keimorgan zu liegen. Die Einbuße am distalen Ende beträgt etwa ein und ein halbes bis zwei Segmente. — So sind es schließlich nur die mittleren Teile der Geschlechtsdrüse, die mit dem Interrenalorgan in die gleiche Embryogegend fallen.

Durch das Wachstum der Nachniere, deren Kopfende sich allmählich immer weiter kranialwärts vorschiebt und alsbald das orale Ende der Zwischenniere und das der Geschlechtsdrüse überholt, kommt jene recht eigentlich ventralwärts von dieser, dorsalwärts von den Keimdrüsen zu liegen. Noch spreizt der mächtige Mesonephros beide Organe von lateralwärts her wie ein Keil auseinander, und erst mit seiner sehr spät erfolgenden Rückbildung ist die endgiltige Lage des Organes erreicht.

Die Schildkröte kann vermöge ihrer centralen Stellung im Gnathostomenreiche als mustergiltiges Objekt für diese Untersuchung betrachtet werden und teilt diese Eigenschaft höchstens mit den noch nicht hinreichend genau untersuchten Anuren. Sie steht einerseits den primitiven Formen noch nahe genug, um einigermaßen die Urzustände unentstellt erkennen zu lassen, anderseits ist sie den am meisten in der Form des Interrenalsystems abgeänderten höchsten Wirbeltieren hinreichend eng verwandt, um den Werdegang der Umgestaltung in den bereits eingetretenen Abänderungen deutlich vorgezeichnet aufzuzeigen.

Crocodilier.

Außer einigen älteren, mit den Mitteln anatomisch-präparatorischer Technik gewonnenen Beobachtungen über die Lage des nahezu ausgebildeten Organes bei Embryonen von Alligator lucius, Crocodilus acutus, Gavialis schlegelii, die sich in Rathke's Untersuchungen über den Körperbau der Krokodile (1866) finden, hat in neuerer Zeit nur Wiedersheim (1890*) bei 10 und 12 mm langen Früchten von Crocodilus biporcatus die Anlage der Nebenniere dorsalwärts der Geschlechtsleiste gesehen und ihr Aussehen dem der Keimleiste ähnlich gefunden: beide Angaben stimmen aufs genaueste mit den für Emys ermittelten Thatsachen überein. Eine systematische Untersuchung der Krokodilzwischenniere würde eine recht fühlbare Lücke in unseren Kenntnissen ausfüllen.

Saurier.

Genauere Angaben über die Genese des Interrenalsystems bei den Sauriern besitzen wir einzig und allein für das Genus Lacerta: Braun (1879, 1882), v. Mihalcovics (1885) und C. K. Hoffmann (1889) haben Beobachtungen bei Lacerta agilis, Weldon (1885) und jüngst Soulié (1903) bei Lacerta muralis angestellt. Einzelne Stadien der Entwickelung von Anguis fragilis und einigen Geckonen (Phyllodactylus europaeus, Platydactylus fasciatus, Platydactylus facetanus) hat Braun (1882) beschrieben.

So sind, wenn auch zum Teile nur sehr lückenhafte, Darstellungen von Ver-

tretern der Fissilinguier, der Brevilinguier und der Crassilinguier vorhanden: die Chamäleoniden und Amphisbaeniden, sowie die hier anhangsweise zu erwähnende Hatteria, deren Bearbeitung sicherlich bedeutsame Aufschlüsse verspricht, harren noch der Untersuchung.

Der Zeitpunkt des Beginnes der Organogenese und mit ihm Ort, Ausdehnung, Gliederung der ersten Anlage des interrenalen Systems kann nicht einmal für die am besten untersuchten Lepidosaurier angegeben werden: denn die jüngste Entwickelungsstufe, die wir kennen und die sich bei einer 6 mm langen Lacerta muralis vorfindet, gehört bereits dem Ausgang der zweiten Phase an. SOULIÉ (1903) beschreibt bei diesem Embryo die Zwischenniere als einheitlichen Körper, der sich mit seinem, durch den Lauf einer kleinen Vene in zwei Zipfel gespaltenen Vorderende innig dem Cölomepithel anlegt, aber nicht an allen Stellen mit ihm verschmolzen ist; bei der nächst älteren, 7,5 mm langen Eidechse hat sich das Kopfende des Interrenalkörpers bereits um 0,05 mm, bei anderen Embryonen gleicher Länge noch etwas weiter dorsalwärts vom Epithel der Leibeshöhle entfernt, wie es auch WELDON (1885, Taf. XVIII, Fig. 4) von einem 10 mm großen Tier zeichnet; sonach ist direkte Verbindung des Organes mit dem Mutterboden gelöst, die Organogenese im Grunde beendet.

Der 5 mm lange Interrenalkörper einer Lacerta muralis von 6 mm liegt im Bereich des kranialen Drittels der Urniere, sein Kopfende beginnt 1 mm schwanzwärts von dem des Mesonephros, 0,05 mm kopfwärts von dem der Keimleiste; er keilt sich zwischen die Masse der Urnierenkanälchen lateralwärts und die großen Bauchvenen medial-

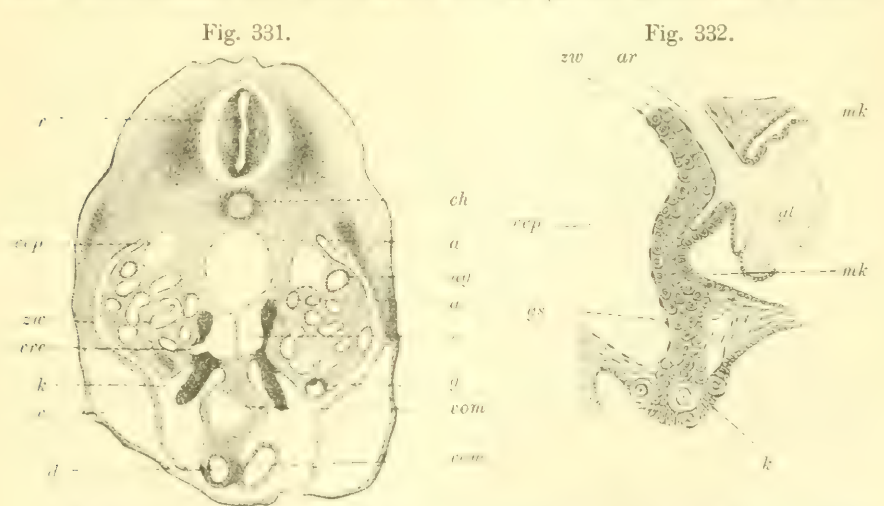


Fig. 331. Schnitt durch einen 7,5 mm langen Embryo von Lacerta muralis. Links ist die Zwischenniere (*zw*) aus allen Verbindungen gelöst und von der Keimfalte (*k*) durch eine Venula renalis efferens (*vre*) getrennt; rechts hängt die Zwischenniere mit der Keimfalte untrennbar zusammen. *r* Rückenmark. *vcp* Vena cava posterior. *ch* Chorda. *ug* Urnierengang. *d* Darm. *vom* Vena omphalo-mesenterica. *g* Glomerulus der Urniere. *v* Vene. *u* Urniere. Nach SOULIÉ (1903).

Fig. 332. Schnitt durch einen jungen Embryo von Lacerta agilis. Zwischennierenanlage (*zw*) in Kontinuität mit der Keimleiste. *gl* Glomerulus der Urniere. *mk* MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere. *bg* Blutgefäß. *ar* Arterienast aus der Aorta zum Glomerulus. *gs* Genitalstrang. *vcp* Vena cava posterior. Nach C. K. HOFFMANN (1889).

wärts ein, deren ventrolateralen Umfang er stark in die Gefäßlichtung einbuchtet. Stets ist er scharf von den Kanälchen sowie vom Venenendothel abzugrenzen: ventral aber hängt er aufs innigste mit dem Gewebe der Keimleiste zusammen (Fig. 331); beide Organlagen sind ohne weiteres weder morphologisch, noch histiologisch voneinander zu unterscheiden: feinkörnige Zellen mit großen, stark färbbaren Kernen bauen beide auf, nur eine seichte Einschnürung und Vorkommen oder Mangel an Archigonocyten ermöglichen eine künstliche und recht ungenaue Abgrenzung; scharf gesondert stellen sie sich allein an den wenigen, 7—8 Punkten dar, an denen sich die Venulae efferentes zwischen ihnen hindurch zwängen, um in die Stammvene der Urniere einzumünden (Fig. 331). Diese Verbindung verschmälert sich nach Soulié (1903) bei 7.5 mm langen Embryonen bereits zu einem zarten Stiel, der nur noch die kaudale Hälfte der

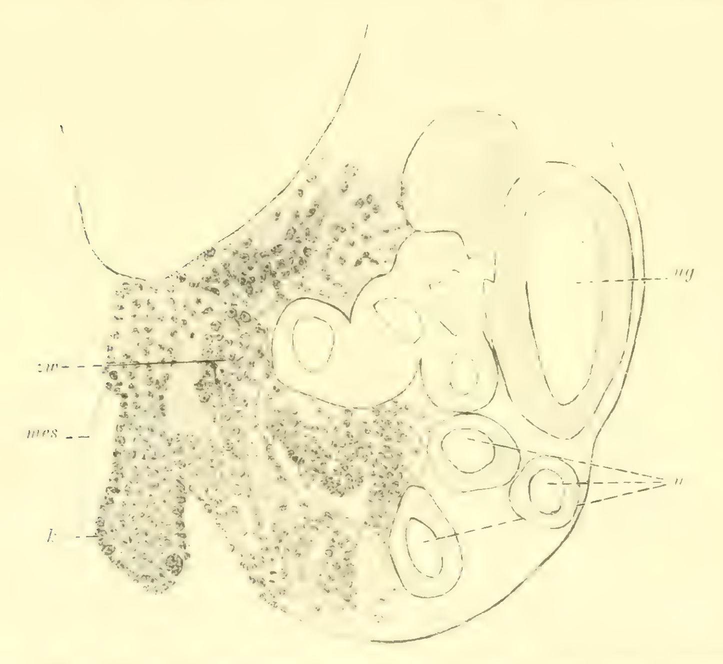


Fig. 333. Schnitt durch einen 5 mm langen Embryo von Cnemidophorus sexlineatus. Gegend der Mitte der Zwischenniere (*zw*), die dem Malpighi'schen Körperchen dicht anliegt. *u* Urnierenkanälchen. *ug* Urnierengang. *mes* Radix mesenterii. *k* Keimfalte.

Zwischenniere an die Geschlechtsdrüse heftet; bei 10 mm langen Eidechsen sind beide bereits vollständig durch Venenstämmchen getrennt, die aus der Urniere heraustreten, um sich in die großen Bauchvenen zu ergießen.

Weldon (1885) findet noch bei 13 mm langen Früchten der gleichen Tierart den Zusammenhang erhalten, nachdem die ersten leichten histiologischen Unterschiede — Kleinzelligkeit und stärkere Färbbarkeit des Keimdrüsengewebes — bei 10 und 11 mm langen Lacertae sich bemerkbar gemacht hatten; die Ablösung schildert er erst bei 18 mm Länge als vollendet. Offenbar ist dieser Zeitpunkt starkem Wechsel unterworfen, sowohl individuell als ganz sicher nach Arten und Gattungen. Auf einem Bilde von v. Mihalcovics (1885, Taf. XVIII, Fig. 171), das einem 19 mm langen Embryo von Lacerta agilis entnommen ist und nach Soulie (1903) durch-

aus dem Verhalten der Zwischenniere zur Keimleiste bei seiner Lacerta muralis von 6 mm ähnelt, ist die Kontinuität aufs deutlichste sichtbar. Nach der Schilderung von C. K. HOFFMANN (1889) tritt die Trennung gar erst dann ein, wenn die Keimdrüsen bereits als Ovarium oder Testikel deutlich zu unterscheiden sind: eine Entwickelungsstufe, die Lacerta agilis nach v. MIHALCOVICS (1885, p. 429) erst bei 22—25 mm Länge erreicht. Als Gegenstück hierzu fand ich bei einem 5 mm langen Embryo von Cnemidophorus sexlineatus, einer Ameivide, die Ablösung bereits so weit vorgeschritten, daß überall die Grenzen deutlich sichtbar waren (Fig. 333). Vorausgesetzt, daß diese Litteraturangaben richtig sind, so würden bei den Lacertiliern die Beziehungen zur Keimleiste so überaus innig und von so langer Dauer sein, wie niemals bei den Emyden.

Die wichtigen, im Anschluß an die zweite Phase abzuhandelnden Modifikationen setzen eine gegliederte, weithin im Rumpfe der Embryonen ausgedehnte Anlage voraus, wie die für die Anamnier typisch erscheint: für die Lepidosaurier ist aber eine solche noch nicht mit Sicherheit bekannt. Mithin ändert sich das geschilderte Bild des Organes in diesem Abschnitt seiner Geschichte nur wenig: nämlich abgesehen von der Größenzunahme, lediglich in den syntopischen Beziehungen zu den Organen seiner Umgebung.

Das Wachstum der Anlage ist vom Zeitpunkte des Anfangs der Darstellung bis zum Abschlusse der Organogenesis bei 10 mm langen Eidechsen kein wesentliches. Nach SOULIÉ's (1903) genauen Zahlenangaben nimmt die Länge etwa um 0,1 mm, von 0,5 bis 0,6 mm, die Breite und die Tiefe, im mächtigen kaudalen Teile des Organes gemessen, etwa um die Hälfte dieses Betrages, jene von 0,07 bis 0,12 mm, diese von 0,14 bis 0,2 mm zu.

Die Umlagerung der Zwischenniere beansprucht dagegen, wenn ihr auch keine morphologische, sondern nur eine descriptiv embryologische Bedeutung zukommt, ein höheres Interesse, weil sie wesentlich Anlaß zu den vielfachen Mißdeutungen des Ursprunges der Zwischenniere gegeben hat. Ihre eigene ursprüngliche Wachstumsrichtung und die Massenzunahme der Urniere und der Geschlechtsdrüse vereinen sich in dem Bestreben, die Anlage dorsalwärts in die enge Spalte zwischen den großen Blutgefäßen einerseits, dem WOLFFschen Körper andererseits hinein zu zwängen (Fig. 334). So preßt sich zunächst das Interrenalorgan, das schon früher die Venenwand stark einbuchtete, nach SOULIÉ's (1903) Darstellung förmlich hernienartig medialwärts hinein in die Venenlumina, bleibt indessen stets von dem intakten Endothelhäutchen bekleidet. In diese Entwickelungsstufe gehören sicherlich die 15 Tage alten Lacertae agiles, die BRAUN (1882), den ersten Beobachter der Genese der Reptilienzwischenniere, zu der Annahme einer Abstammung von den Elementen der Venenwand selbst, vom perivasalen Stützgewebe, veranlaßt haben.

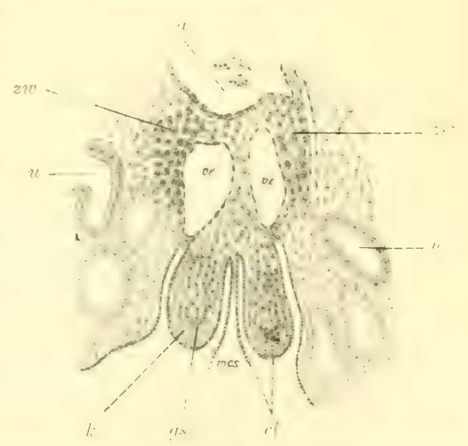


Fig. 334. Schnitt durch einen 16 mm langen Embryo der braunen Eidechse. Zwischennierenanlage (*zw*) abgelöst, dicht den venösen Gefäßen (*vc*) anliegend. *u* Urnierenkanälchen. *a* Aorta. *cl* Coelomepithel. *k* Keimfalte. *gs* Genitalstrang. Nach v. MIHALCOVICS (1885).

Im weiteren Verlaufe rückt der Interrenalkörper, infolge seiner eigenen Massenzunahme und vielleicht auch der stärkeren Ausbildung des Bauchvenensystems halber, nach lateralwärts und lagert sich somit genau dorsal von der Keimdrüse, oft sogar noch etwas weiter lateralwärts, außerordentlich dicht den Glomeruli und Tubuli der embryonalen Harndrüse an. In der That: bei 9 mm langen Lacerta murales trennt nur eine ganz zarte Stützgewebeplatte die beiden Organe, so winzig dünn, daß Soulié (1903) erst die stärksten Vergrößerungen an-

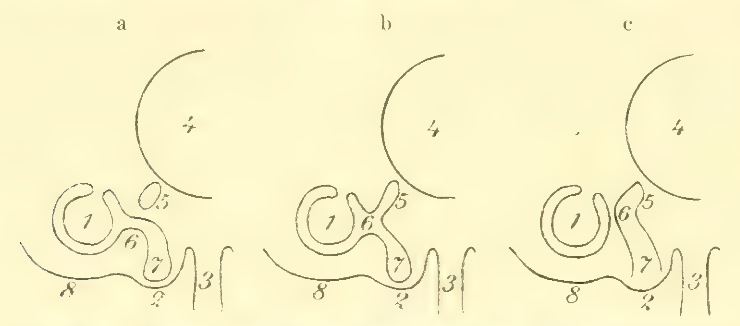


Fig. 335. Schema der Beziehungen zwischen Urogenitalverbindung und Zwischenniere. a nach Braun (1882), b nach Weldon (1885) und Hoffmann (1889), c nach v. Mihalcovics (1885). *1* Malpighi'sches Körperchen der Urniere. *2* Keimleiste. *3* Gekrösewurzel. *4* Aorta. *5* Zwischenniere. *6* Segmentalstrang. *7* Sexualstrang. *8* Cölomepithel.



Fig. 336. Erste Anlage der Zwischenniere (*zw*) von einem Embryo von Lacerta muralis mit 21 Urwirbeln. *s. t.* Urnierenkanälchen. *g* epitheliale Wand des Malpighi'schen Körperchens der Urniere. *mes* Radix mesenterii. *v. c. i.* Vena cava inferior. *k* Keimfalte. *bg* Blutgefäß. Nach Weldon (1885, Taf. XVIII, Fig. 1).

wenden mußte, um ihre Existenz überhaupt sicher zu stellen. Das Bild dieser innigen Nachbarschaft sowohl, wie auch ihre sekundäre Entstehung hatte schon BRAUN (1882) erkannt und warnend als eine Quelle möglicher Täuschung über die Abstammung der Zwischenniere von Teilen der Urniere gekennzeichnet.

Trotzdem sind ihr in der Folge WELDON (1885) und C. K. HOFFMANN (1889) zum Opfer gefallen und noch heute erscheint in der Litteratur (COE und KUNKEL 1905) die Nebenniere der Lacertilier unter den Restorganen des WOLFFschen Körpers. Diese Fragen über Ort, Art und Zeit der Bildung des Interrenalorganes sind mit der Diskussion über das Problem der Urogenitalverbindung aufs engste verknüpft. Die Fig. 335 giebt in der schon oben (Fig. 310) benutzten Ausdrucksweise die verschiedenen Ansichten der Autoren über diesen Punkt wieder. Einerseits hat keiner den Beweis für den primären, genetischen Zusammenhang der Zwischenniere mit dem Strangsystem zu erbringen vermocht — WELDON's in der Fig. 336 (1885) wiedergegebenen Versuch wird jeder als recht unsicheren Befund beurteilen müssen — anderseits geht aus SOULIÉ's Darstellung die sekundäre Natur wenigstens der Verbindung mit dem Mesonephros klar hervor. Die Beziehung zur Keimdrüse bedarf noch der näheren Aufklärung; die Deutung von v. MIHALCOVICS (1885): der Zusammenhang der Sexualstränge und Nebennierenstränge sei nicht auffallend, denn beide entstammen dem Cölomepithel, diese direkt, jene indirekt, befriedigt nicht; er stellt sich den Vorgang der indirekten Entstehung der Sexualstränge so vor, daß sie sich durch Zusammenlagerung der Nachkommen ehedem ins Keimfaltengewebe hineingewanderter Zellen bildeten, und man sieht nun nicht recht, wie diese sich den durch ihr Ausscheiden aus dem Epithel verlorenen Zusammenhang mit dem Nachbarepithelbezirk doch sollten erhalten können. Keiner der Befunde aller Beobachter berechtigt zu dem Schluß, den von v. MIHALCOVICS aufstellte: die Nebenniere sei ein abgetrennter Teil der geschlechtlich undifferenzierten, also auf einem niedrigen Stadium der Entwickelung verharrenden Geschlechtsdrüsen, der mit erfolgter Trennung eine andere physiologische Funktion übernommen habe.

Der ungarische Forscher ist Beweis und Abbildung für eine Idee der Abkunft des Interrenalorgans vom Peritonealepithel schuldig geblieben. In der gesamten Litteratur existiert nur bei einem Autor eine Abbildung, der man eine solche Deutung geben könnte, allerdings sehr gegen die Absichten des Beobachters selbst. Auf WELDON's (1885) Bild (Fig. 337) von einem 4,5 mm langen Embryo von Lacerta muralis mit 23 Urwirbeln sieht man vom Cölomepithel unmittelbar am Gekrösewinkel einen auf breiter Grundfläche ruhenden Zapfen von der Form etwa eines schiefen Kegels emporstreben; er legt sich mit seiner Spitze an die Wand der unteren Hohlvene an, deren Endothelhäutchen glatt über ihn hinwegzieht, stößt mit seiner lateralen Fläche allerdings eng an die mediale Wand der Kapsel des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere an und besteht aus dichtgelagerten, großen, polygonalen Zellen. Solcher Anlagen kennt WELDON (1885) eine größere Anzahl, vom letzten oder vorletzten Segmente vor dem Kopfende der Keimleiste an bis zu ihrem Schwanzende hin. Er deutet sie als Anlage von Hodennetz und Zwischenniere und leitet sie aus der Fig. 336 ab. Den Zusammenhang mit dem Cölomepithel schweigt er gänzlich tot. Ob dieser Umdeutungsversuch richtig ist, bleibe dahingestellt: mit Rücksicht auf die Darstellung bei VON MIHALCOVICS (1885) dürfte es allerdings nicht wahrscheinlich sein (vgl. POLL, 1904, p. 228).

Wenn man nun annimmt, daß die sekundär erworbenen innigen nachbarschaftlichen Beziehungen der Zwischenniere es waren, die die Forscher über deren Ursprung irregeführt haben, so können bis zu einem gewissen Grade ihre weiteren Befunde doch so umgedeutet werden, daß sie in den Rahmen der vergleichend-embryologischen Anschauungen hineinpassen. Eines muß allerdings dabei vorausgesetzt werden — und diese Voraussetzung ist außerordentlich unsicher, — daß nämlich wirklich alle die von den Autoren als Zwischenniere geschilderten Teile abgelöste interrenale Knospen gewesen sind; es ist sehr zu vermuten, daß sich ihre Schilderungen vielfach auf Fortsätze der MALPIGHI'schen Körperchen wie die oben (p. 505) erwähnten oder auf Stränge des Keimdrüsennetzes beziehen. Unter jener Voraussetzung würde man in den Darstellungen von WELDON (1885) und HOFFMANN (1889) das für die Lepidosaurier vermißte Entwickelungsstadium eines gegliederten, aus einzelnen Knospen bestehenden Zwischennierensystems zu erblicken haben. Vornehmlich die ungenauen Zeitangaben bei HOFFMANN erschweren allerdings ein sicheres Urteil über diesen Punkt. Abweichungen bleiben für die Einzelheiten in hinreichender Zahl übrig. Das rostrale Ende der Interrenalkette verlegen alle Forscher in die Nachbarschaft des Kopfendes der Keimdrüsenanlage, bald in die gleiche Höhe, bald um ein kürzeres oder längeres Stück kranialwärts

von diesem Punkte. Das distale findet HOFFMANN wenigstens kurz vor dem Schwanzende der Keimleiste: diese Ausdehnung würde etwa dem für Emys gefundenen Bereiche entsprechen. Ordnet man sich nunmehr die Angaben der Autoren nach den, allerdings unsicheren, zeitlichen Anhaltspunkten in eine Reihe, so kann man aus dieser die Verkürzung der Zwischenniere und ihre Konkrescenz zu einem einheitlichen Körper mit dem Heranwachsen des Tieres ableiten. So überragt bei Lacerta in der That das Kopfende der Zwischenniere das der Keim-

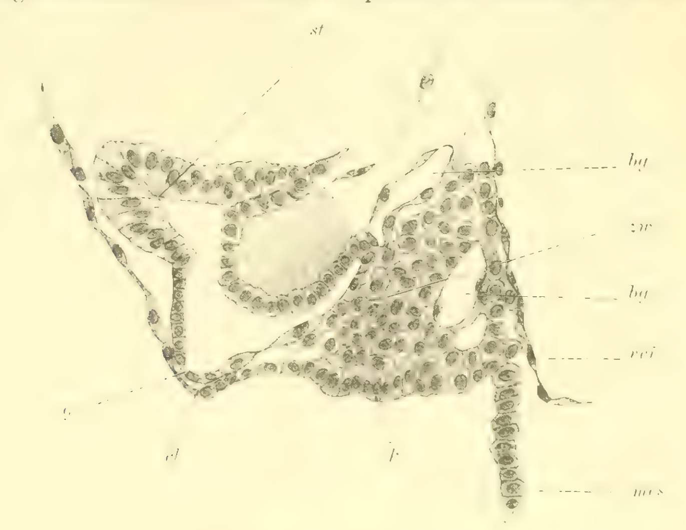


Fig. 337. Schnitt durch einen 4,5 mm langen Embryo von Lacerta muralis mit 23 Urwirbeln. Anlage der Zwischenniere (*zw*) in Kontinuität mit dem Cölomepithel (*cl*). *bg* Blutgefäß. *vci* Vena cava inferior. *mes* Radix mesenterii. *st* Urnierenkanälchen. *k* Keimfalte. *g* epitheliale Wand des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere. Nach WELDON (1885, Taf. XVIII, Fig. 2).

leiste bald um ein größeres Stück, wie HOFFMANN (3—4 Glomeruli), bald um einen sehr geringen Betrag, wie SOULIÉ (50—60 μ) angiebt; noch später, wenn nämlich die Zwischenniere bereits ein verschmolzenes Organ ist, fallen, wie BRAUN (1882) lehrt, beide Punkte zusammen. So liegt das Schwanzende des Interrenalorgans in den frühen Stadien kurz vor dem Ende der Keimleiste, wie es HOFFMANN, alsbald an der Grenze des ersten und zweiten Viertels oder Drittels, wie es VON MIHALCOVICS, dann 0,5 mm distalwärts vom Kopfende, wie es SOULIÉ will. Später endlich fallen auch diese beiden, entsprechend BRAUN's Angaben, eine Zeitlang zusammen.

HOFFMANN (1889) aber gebührt, vorausgesetzt, daß er die Knospen richtig gedeutet und nur den Ursprung verkannt hat, unstreitig das Verdienst, zum ersten Male, wenn auch nur für spätere Stadien, eine Verkürzung des Zwischennierensystems für einen Amnioten erkannt zu haben: er spricht von einer Zurückbildung der Sexualstränge und Nebennierenstränge mitsamt der Geschlechtsleiste an ihrem hinteren Ende und knüpft hieran als erster in der Litteratur die wichtige Bemerkung: „Die Thatsache, daß sich Keimfalte und Nebennierenanlage bei jungen Embryonen über eine viel größere Anzahl von Somiten erstrecken als bei älteren, deutet darauf hin, daß phylogenetisch beide eine größere Ausdehnung besessen haben, als sie den heutigen Eidechsen zukommt" (p. 284). Leider scheint er selbst von dieser Vorstellung gänzlich zurückgekommen zu sein, denn er erwähnt sie nie wieder mit einem Worte — und das ist um so seltsamer, als er selbst später Erfahrungen über fast sämtliche Klassen der Wirbeltiere sammelte, die zum Teil in diesen Plan außerordentlich gut hineinpassen.

Reiht man endlich diesen Befunden als letztes Schlußglied BRAUN's (1882) Schilderung der Zwischenniere als einheitliches Gebilde an, so besitzt man auch für die Lepidosaurier einen Anhaltspunkt für die Konkrescenz der diskreten Knospen.

Eines aber kann mit Sicherheit gesagt werden: sollten die Beobachtungen von HOFFMANN (1889) in dem angegebenen Sinne richtig gedeutet sein, so muß man, gestützt auf den sicheren Befund von SOULIÉ (1903), der an der Spitze der Darlegung steht, bei einer so jungen Lacerta, wie sie der Größe von 6 mm entspricht, zu der

Annahme gelangen, daß sich die Schildkröte in dem ungleich längeren Bestande der Diskontinuität bei weitem die primitiveren Verhältnisse im Interrenalsystem bewahrt hat, als die Lacertilier, und diese Annahme stimmt auf das glänzendste mit dem Funde von WIEDERSHEIM (1890, 1890*, 1890**) überein, der ebenfalls lehrt, daß sich das werdende Harngeschlechtssystem bei den Schildkröten in der Ontogenese primitivere Charakterzüge erhalten hat, als bei den übrigen Reptilien, zumal den Lacertiliern.

BRAUN's (1882) Befunde bei den übrigen Sauriern bieten wenig Bemerkenswertes, denn sie gehören sämtlich dem Ende der Organogenesis oder gar dem darauf folgenden Entwickelungsabschnitte an. Sowohl bei Platydactylus facetanus von 13 mm Länge wie bei Blindschleichenembryonen findet er die Interrenalanlage zwischen Vena cava oder einem ihrer Aeste und dem Segmentalkanälchen, Befunde, die er naturgemäß ebenfalls im Sinne seiner Anschauung über den mesenchymalen Ursprung der Zwischenniere deutet.

Ophidier.

Von den Schlangen ist einzig und allein die Ringelnatter, Tropidonotus natrix, auf die Entwickelung der Nebennieren hin untersucht worden, zuerst von RATHKE (1839) in seiner berühmten Monographie und jüngst von v. MIHALCOVICS (1885). Der ungarische Forscher bildet einen Schnitt durch den proximalen Teil der Urniere eines 8,0 (oder 8,5) cm langen Embryos (Taf. VIII, Fig. 169) ab, auf dem die Anlage breit vom Cölomepithel sich erhebt und an der medialen Seite der Urniere entlang dorsalwärts zieht: den ventralen Teil des Bildes deutet er als Sexualstrang. Bei Nattern von 12—13 cm Länge ist die Sonderung eingetreten: die Zwischenniere (Fig. 338) liegt am dorsalen Teil des WOLFF'schen Körpers lateralwärts von der unteren Hohlvene, und ist schon weit in der Histiogenese fortgeschritten.

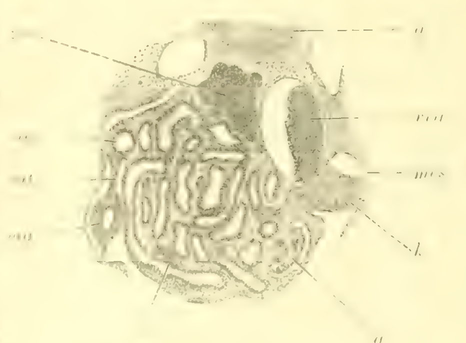


Fig. 338. Schnitt durch einen 120 mm langen Embryo von Tropidonotus natrix. Die Zwischenniere (*zw*), vom Cölomepithel abgelöst, liegt zwischen Aorta (*a*) und Urniere (*u*). *vca* Vena cava anterior. *mes* Radix mesenterii. *k* Keimfalte. *g* Glomerulus der Urniere. *mg* MÜLLER'scher Gang. *ug* Urnierengang. Nach VON MIHALCOVICS (1885).

Ein Befund des alten, so sorgfältigen Beobachters RATHKE (1839) fordert bereits an dieser Stelle Beachtung, wenngleich er in das Gebiet der Organogenesis schwerlich hineingehört: er fand seine „erste Anlage" der Nebenniere nicht einheitlich, sondern es schlossen sich schwanzwärts an einen größeren, dünneren kranialen Streifen, oft durch große Zwischenräume abgetrennte, sehr kleine Häufchen an, die sich durch ihre lebhaft gelbe Farbe als Teile gleicher Substanz verrieten. Es wäre wahrlich eine dankenswerte Aufgabe, dieser Beobachtung durch Untersuchung der Organogenese bei den Ophidiern nachzugehen: gerade deren langgestreckte Körpergestalt legt — analog wie bei den ebenfalls so somitenreichen Cöciliern und Urodelen — den Gedanken an möglicherweise deutlicher erhaltene Spuren einstiger weiterer Ausdehnung der Zwischenniere recht nahe.

5. Vögel.

Ueber die Entstehung der Nebenniere bei den Vögeln liegen, abgesehen von den Nachrichten in älteren embryologischen Schriften von RATHKE (1825), BURDACH (1828), REMAK (1847, A. L. III[2], 1855), und in einer Mitteilung von v. BRUNN aus dem Jahre 1872, die bereits auf eingehenden mikroskopischen Studien auch an Schnittreihen fußte, eine große Anzahl von teilweise einander trefflich ergänzenden Arbeiten aus dem Jahrzehnt von 1883—1893 vor.

Sie knüpfen sich an die Namen JANOŠIK (1883, 1890), VON MIHALCOVICS (1885), WELDON (1885), SEMON (1887), VALENTI (1889), H. RABL (1891), FUSARI

(1893) und bringen die wesentlichen Fragen für das Hühnchen zu einem befriedigenden Abschlusse. Janošik (1883) hatte beiläufig auch Befunde an der Taube und der Wachtel erwähnt. Hoffmann (1892) untersuchte dann in seiner Arbeit über die Entstehung des Urogenitalsystems die Nebennierenentwickelung bei einigen Sumpfvögeln: Limosa aegocephala, Totanus calidris, Tringa pugnax aus der Familie der Schnepfen und Haematopus ostralegos aus der Familie der Regenpfeifer, und jüngst hat Soulié (1903) unsere Kenntnisse durch eine Neuuntersuchung des Hühnchens, vor allem aber durch ausgedehnte Beobachtungen an einem Psittaciden, dem Wellensittiche, Melopsittacus undulatus, bereichert. Zuletzt hat endlich Minervini (1904) ohne jede Kenntnis der neueren Litteratur recht unvollkommene Beobachtungen am Hühnchen, und an einigen Entwickelungsstadien der Taube veröffentlicht und Loisel (1904) machte bei Gelegenheit einer Untersuchung über die Sekretion der Keimdrüsen vereinzelte Angaben über Entwickelungsbilder bei Hühnchen, Taube, Sperling.

Der dem Embryologen wohl vertraute Einfluß höherer oder niedrigerer Bruttemperatur tritt, wie schon Valenti (1893) betont hat, in den abweichenden Angaben der einzelnen Beobachter über den Zeitpunkt des Beginnes der Organogenesis beim Hühnchen recht deutlich zu Tage.

Im großen und ganzen kann der vierte Brüttag als Datum der Zwischennierenanlage betrachtet werden: die frühesten Angaben weisen auf sein erstes Drittel — 78 Stunden (Fusari, Soulié), 79 Stunden (H. Rabl) — die spätesten von den einwandsfreien auf seinen Ausgang — 97 Stunden (Valenti) — hin.

In diesem Zeitraum wächst das Hühnchen von etwa 6 mm auf 7 mm heran, die Zahl der Urwirbel steigert sich von 40 auf 50; im Sehorgan schnürt sich die Linse ab und eine Lage von Stützgewebezellen schiebt sich in den Spalt zwischen Ektoderm und Linsenbläschen hinein, das zugleich seinen Hohlraum durch Verdickung seiner Hinterwand einbüßt. Die Retina zeigt den Beginn der Pigmentbildung und die ersten deutlichen Nervenfasern, der Augenstiel bleibt noch hohl. Der Ductus endolymphaticus des Ohrbläschens steht mit der Epidermis noch in Verbindung, die Bogengangstaschen legen sich an. Von den 3 Kiemenbuchten, die zu Beginn des Tages die Haut berührten, brechen in seinem Laufe die ersten beiden durch, die vierte wächst bis zur Verbindung mit dem Ektoderm vor. Die Vorniere zeigt 3 gut entwickelte Nephrostome und Glomeruli, die Urniere ist nahezu vollkommen entwickelt und die Wolff'schen Gänge brechen in die Kloake durch; die Nachnierenknospen treten auf. Das Keimorgan beginnt sich zu Ende des Tages eben zur Keimleiste emporzuwölben.

Dieser, an der Hand von Keibel und Abraham's Normentafel (A. L. II, 1900) entworfene Ueberblick giebt nur einen allgemeinen Anhalt für die Beurteilung des Entwickelungsgrades beim Erscheinen der ersten Zwischennierenknospen; exakte Vergleiche können nur auf Grundlage von Beobachtungen an dem zur Untersuchung dienenden Individuum selbst gewonnen werden. Immerhin kann man sagen, daß besonders relativ zum Harnsystem (Nachniere) die Interrenalanlage später erscheint, denn bei Emys (s. p. 498).

Bei Embryonen der gekennzeichneten Entwickelungsstufe wuchert das Cölomepithel nächst der Gekrösewurzel in der Ausdehnung von etwa 1 mm. Die Zwischennierenzone beginnt etwa 0,5 mm schwanzwärts von der Vorniere, 0,35–0,45 mm distalwärts vom Kopfende der Urniere (Soulié 1903), und erstreckt sich beiderseits unmittelbar lateral von der Gekrösewurzel, medial von der Keimleiste, nach dem Schwanzende des Embryos hin, nach Valenti längs des gesamten Mesonephros, nach Soulié im wesentlichen nur etwa bis zu dem Punkte, wo sich die Anlage der Geschlechtsdrüse zur Keimfalte erhebt.

Die einzelnen bei verschiedenen Embryonen in verschiedener Zahl entstehenden, regellos verstreuten Proliferationsherde wölben sich oft in die Leibeshöhle vor und verleihen ihr dadurch ein unregelmäßiges höckeriges Aussehen; immer aber ragen sie tief in das embryonale Stützgewebe hinein und treten in enge nachbarschaftliche Beziehungen zu den hier verlaufenden Venae renales efferentes, ihren

Sammelstämmen, und den Venae cardinales posteriores (Fig. 339). Diese Zellenknospen, durchschnittlich von 15—20 μ Durchmesser (Soulié), bauen sich aus dichtgedrängten, rundlichen Elementen mit lichtem Leib und schönem, deutlichen Kerne auf und heben sich äußerlich durch Form, Lagerung und Aussehen der Zellen, durch die zahlreichen Mitosen und den Mangel an Archigonocyten von ihrer Umgebung scharf ab.

Nur einer der Beobachter, der hinreichend frühe Entwickelungsstufen vor Augen gehabt zu haben scheint, nämlich H. Rabl, leitet die Zwischenniere nicht aus einzelnen von Urbeginn an soliden Knospen, sondern aus trichterförmig gehöhlten Einstülpungen des Leibeshöhlenepithels ab; aus ihnen läßt er dadurch das Interrenalorgan entstehen, daß sich diese Einziehungen zu Epithelbläschen abschließen, dann sekundär solide werden und unter gewaltiger Massenzunahme die Zwischenniere aufbauen. Rabl's Abbildung (Fig. 340) der solide gewordenen und abgelösten „Trichter" und „Bläschen" sind sicherlich abgelöste Zwischennierenknospen; seine Zeichnung aus dem Trichterstadium harrt noch einer plausiblen Erklärung, hängt aber mit der Bildung der Knospen wohl sicherlich nicht zusammen, denn keiner der späteren Untersucher hat trotz aufmerksamster Durchforschung jemals als Vorläuferstadium derartige Trichter wieder gesehen. Dies zur Kritik der Befunde; auf seine und Minervini's (1904) Deutung dieser Bilder als distale Vornierenkanälchen ist bei der Erörterung des morphologischen Wertes der Zwischenniere näher einzugehen.



Fig. 339. Schnitt durch einen 96 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Eine Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel (*cl*). *zw'* eine bereits abgelöste Zwischennierenknospe. *a* Aorta. *vre* Vena renalis efferens. *g* Urnierenglomerulus. *v* Vene. Nach Soulié (1903).

Fig. 340. Schnitt durch einen 99 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Abgelöste Zwischennierenknospen (*zw*) zwischen Aorta (*a*), Urniere (*uk*) und Cölomepithel (*cl*). *ar* Archigonocyte. *K* Keimleiste. *b* Blutgefäß. *sy* Sympathicus. Nach H. Rabl (1891).

Erste und zweite Phase der Organogenesis lassen sich beim Hühnchen infolge des außerordentlich protahierten Entwickelungsverlaufes noch weniger scharf trennen als bei den übrigen Wirbeltieren. Es finden sich Spätknospen bis zum Beginne des 5., nach von Mihalcovics (1885) des 6. Tages der Bebrütung [1]). Inzwischen wachsen die initialen Sprossen strangförmig dorsalwärts, immer tiefer und tiefer in das embryonale Stützgewebe hinein. Sie erreichen alsbald (84 Stunden — Soulié) Längen von 30—50 μ; frühzeitig schon (97 Stunden — Valenti) zeichnet sich jederseits eine von ihnen im oberen Drittel der Urniere vor allen anderen durch die Lebhaftigkeit der mitotischen Prozesse, besonders in ihrem dorsalen Abschnitte, und durch ihre Größe aus, sie nimmt die Form eines spitzwinkligen Keiles oder Prismas an, das mit seiner Grundfläche nahe dem Mesenterialabgang im Peritonealepithel wurzelt, mit seiner Schneide gegen die Seitenwände der Aorta aufstrebt.

Entsprechend dem langsamen Ablaufe der Phänomene der ersten Phase ziehen sich auch die der zweiten, die Ablösungserscheinungen, über einen recht langen Zeitraum hin. Durch Abschnürung der Stränge entstehen freie Epithelzellenhaufen; oft bleiben sie noch eine Zeitlang durch einen winzigen Stiel mit dem Muttergewebe in Verbindung (Fig. 341), der dann alsbald durchreißt. Zum frühesten Termin — 76 Stunden — hat Rabl (1891) in dem Raume ventral und medial von der Urniere kopfwärts vom Keimepithel, 0,3 mm kaudalwärts von der Vorniere freie Zellennester im embryonalen Stützgewebe gesehen; sie waren aber oft genug nur durch eine haarfeine Grenzlinie vom Peritonealepithel geschieden. Die Ablösungsvorgänge beherrschen im wesentlichen das Ende des 4. Tages und den Beginn des 5ten: auf diesen Stadien finden Weldon (1885), Fusari (1893), Soulié (1903) und Minervini (1904) die Zwischennierenanlagen frei im Stützgewebe medialwärts der Urniere, lateralwärts der Aorta. Nach etwa 100 Stunden verharrt von den frühzeitig entstandenen Sprossen keiner mehr in seiner ursprünglichen Verbindung mit dem Peritonealepithel. Der gleiche Vorgang wandelt Valenti's paarigen



Fig. 341. Schnitt durch einen 5,2 mm Embryo von Melopsittacus undulatus. Zwischennierenknospe (*zw*) in der Ablösung vom Cölomepithel begriffen unter Bildung eines Stieles (*zw'*). *v* Vene. *vre* Venula renalis efferens. *g* Glomerulus. Nach Soulié (1903).

1) Janošik mißt die Embryonen der Krümmung nach: seine 16—17 mm langen Hühnchen sind nach der Normentafel schätzungsweise 88 Stunden alt (vergl. Soulié 1903, p. 68).

Zellenkeil in den rundlichen Zellenhaufen um, den einst von Brunn beim 120 Stunden bebrüteten Hühnchen beiderseits ventro-lateralwärts von der Aorta liegen sah und infolge irrtümlicher Deutung als erste Anlage von den Elementen des perivasalen Stützgewebes ableitete.

In keinem wesentlichen Zuge ändert sich beim Wellensittich Zeit, Ort und Art der Entstehung (Fig. 342); hier wie dort etwa am dritten Tage bei 4,5 mm langen Embryonen dieselben etwa 25 μ messenden Knospen im allgemein verdickten Epithel der 1,5 mm langen Zwischennierenzone, die gleichen Trennungserscheinungen im Verlaufe der nächsten 24—48 Stunden, die etwa für 6 mm lange Embryonen den Prozeß zum Abschluß bringen. Auch tardive Anlagen finden sich hier bei 5,5—6 mm langen Sittichen wieder, bei denen die initialen sich längst abgelöst haben. Bei der Taube findet Minervini (1904) schon am dritten Tage die Anlage im Stützgewebe.

Im allgemeinen wird, soweit bei diesen zeitlich höchst wechselvollen Vorgängen überhaupt von einer vorzugsweise innegehaltenen Richtung der Entwickelungsfolge die Rede sein kann, der Zusammenhang mit dem Cölomepithel vom Schwanze zum Kopfe hin fortschreitend gelöst: so sieht Soulié (1903) die Anlagen bei einem 5 mm und 6 mm langen Sittich distalwärts bereits frei im Stützgewebe, proximalwärts noch in Verbindung mit dem Ursprungsepithel.

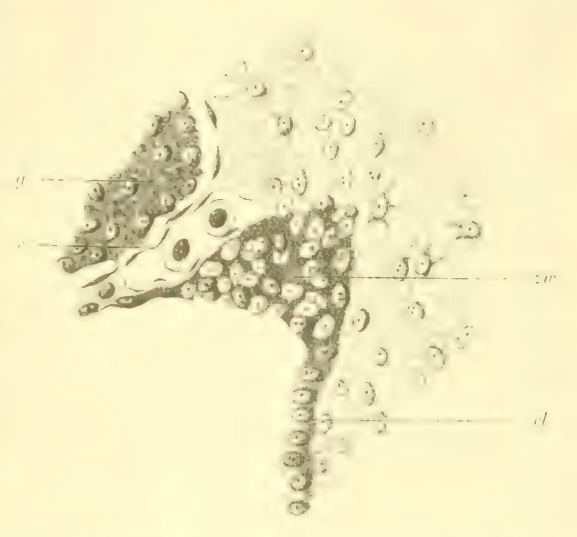


Fig. 342. Schnitt durch einen 5,2 mm langen Embryo von Melopsittacus undulatus. Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel (*cl*). *g* Glomerulus der Urniere. *v* Vene. Nach Soulié (1903).

Wir stehen am Ende der Organogenesis: wiederum aber öffnen die topographischen Verschiebungen infolge des Wachstums der Anlagen einerseits, ihrer Ablösung vom Mutterboden anderseits irrigen Schlüssen über die Herkunft der Zwischenniere Thür und Thor.

Entsprechend der nahen stammesgeschichtlichen Beziehungen der Sauropsiden untereinander, lassen sich die für die Reptilien an die sekundären Verlagerungen und ihre Folgen geknüpften Erörterungen fast Wort für Wort auf die Vögel übertragen: nur die Autornamen — und auch diese nur teilweise — sind für die einzelnen Hypothesen zu ändern.

Auch hier erreichen die jungen Zwischennierenknospen (78, 84, 94 Stunden — Soulié 1903) alsbald die Venulae efferentes (Fig. 341) und die Venae cardinales posteriores und legen sich ihnen so innig an, daß sie als integrierende Bestandteile der Venenwandung erscheinen, ohne jedoch jemals ihre scharfe Abgrenzung gegen die Gefäßlichtung einzubüßen.

Wie dort bringt der gleiche Vorgang die Interrenalanlagen in die innigste Nachbarschaft der Malpighi'schen Körperchen und der Kanälchen der Urniere. Wie dort schiebt sich die Urogenitalverbindung störend hinein in das deutliche Bild; wieder verteidigt C. K. Hoffmann (1892) — wie vor ihm bereits Semon (1887) — aufs eifrigste die Theorie des mesonephrischen Ursprungs, wieder tritt Mihalcovics (1885), neben ihm jetzt Janošik (1883, 1890) und Fusari (1893) für einen primären Zusammenhang des Keimdrüsen-

netzes und der Zwischenniere ein: war es doch gerade die — sicherlich bei den Vögeln am schwierigsten zu klärende — Syntopie der jungen Organanlagen, die historisch den ersten Anstoß zur Begründung jener Hypothesen geliefert hatte.

In der That rücken die wachsenden Epithelhaufen im Laufe des 5. und 6. Tages immer weiter lateralwärts, entfernen sich immer mehr von der Aorta, der sie vordem dicht anlagen, drängen sich immer dichter und dichter an die Urniere heran, so dicht, daß Weldon (1885) zu Ende der ersten Brutwoche eine trennende Epithellage zwischen der Lichtung des Malpighi'schen Körperchens und den Zellen der Zwischenniere nicht wahrzunehmen vermochte. Beweisende Beobachtungen für eine nachträgliche Beteiligung der Glomeruluswandung am Aufbau der zuerst frei im Stützgewebe aufgefundenen Anlagen konnte er nicht verzeichnen.

Auch dieser Zuschuß an Zellenmaterial, auf den die Mesonephrostheorie hätte zurückgreifen können, hat eingehender Nachprüfung durch Janošik nicht standgehalten: zu allen Zeiten, auch zu denen der innigsten Annäherung, gegen Ende des 3., zu Anfang des 4. Brüttages, bleibt erstens ein zarter Stützgewebestreif zwischen Urniere und Interrenalkörperchen nachweisbar (Soulié 1903), bleibt dieses zweitens vermöge der intensiven Färbbarkeit, der charakteristischen Form und Größe seiner Elemente, vermöge seines Reichtums an Mitosen scharf trennbar vom Gefüge der Urnieren.

Dieser Periode gehören offenbar — genaue Zeitangaben fehlen leider — die ersten Beobachtungen von Semon (1887) an, die er zu Gunsten des Auswachsens eines Epithelzapfens aus der medialen Wand des Malpighi'schen Körperchens der Urniere in Form des später sogenannten Segmentalstranges deutet, der sich sodann genau in der für die Reptilien und Amphibien berichteten Weise gabeln und aus seinem dorsalen Aste die Zwischenniere, aus seinem ventralen die Sexualstränge hervorgehen lassen soll. Semon selbst hat diese seine Anschauung später (1897) aufgegeben und die Ableitung von der Urniere ersetzt durch die Hypothese einer morphologischen Beziehung zwischen Vorniere und Zwischenniere, wobei er sich zur Annahme einer direkten mesodermalen Herkunft genötigt sah. — C. K. Hoffmann (1892) griff



Fig. 343. Schnitt durch eine Zwischennierenknospe (*p.c.*) von Totanus calidris, vom Cölomepithel (*spl*) abgelöst, scheinbar in innigstem Zusammenhange mit dem Malpighi'schen Körperchen der Urniere. *som* Somatopleura. *mes* Radix mesenterii. *ug* Urnierengang. *a* Aorta. Nach C. K. Hoffmann (1892).

indessen für die Sumpfvögel auf die Theorie vom Aussprossen zurück und belegte sie mit einigen anscheinend beweisenden Zeichnungen (Fig. 343), deren Folge sogar Mihalcovics' (1885) Forderung des Nachweises einer Entwickelungsreihe der Sprossungsbilder erfüllen würde, wenn nicht sämtliche Zeitangaben fehlten: so muß für diese Ordnung die Frage mangels von Nachuntersuchungen offen bleiben. Lehr-

reich ist indessen der Vergleich seiner Abbildung mit dem früher von Emys (Fig. 329) dargestellten Befunde: ohne Mühe lassen sich beide aufeinander zurückführen und kräftigen so die Vermutung, daß es sich hier wie dort um neuerworbene topographische Beziehungen handelt. Für das Hühnchen haben die genauen und trefflich übereinstimmenden Darstellungen von VALENTI, FUSARI, RABL, SOULIÉ, JANOŠIK zur Genüge dargethan, daß das Haften der Zwischennierenkörperchen am Mesonephros rein als sekundäre Erscheinung zu betrachten, daß jeder genetische Connex durchaus auszuschließen und die Verbindung dementsprechend als eine rein topische zu beurteilen ist.

Im übrigen ist diese Nachbarschaft bei den Vögeln nicht eben von langer Dauer: zuweilen rücken, so scheint es, die Anlagen bereits am 5. (SOULIÉ — 107 Stunden) oder am 6. Tage (MINERVINI (1904) wieder vom WOLFF'schen Körper hinweg, so auch alsbald — zur Zeit des Bildungsbeginnes der MÜLLER'schen Gänge, beim Hühnchen also etwa in einem Alter von 6 Tagen — laut C. K. HOFFMANN's Zeichnung und Beschreibung bei den Sumpfvögeln. Jedenfalls aber wahren nur die mittleren Teile am Ende der ersten Woche die Beziehungen (VALENTI 1889), während sich Kopf- und Schwanzende frei im Stützgewebe dahinstrecken.

Weit verwickelter, weit schwieriger zu erklären sind die höchst widerspruchsvollen Vorstellungen über die Natur und die morphologische Bedeutung des Zusammenhanges zwischen Urogenitalverbindung und Interrenalorgan, zumal da nach LOISEL's (1904) Untersuchungen (Columba domestica) auch die sogenannten Verbindungsstränge zwischen Keimdrüse und Zwischenniere Osmiumtetroxyd reduzierende Körnchen in ihren Zellen enthalten. Indessen: mit dem Nachweise eines durchaus selbständigen Ursprungs der Zwischenniere aus einem scharf umrissenen Bezirk der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhe erledigen sich alle die Hypothesen, die der Urogenitalverbindung und dem Interrenalorgan einen gemeinsamen Ursprung[1]) zuschrieben, sei es nun aus dem Cölomepithel (FUSARI), sei es aus dem Mesonephros (SEMON, C. K. HOFFMANN), und dementsprechend zwischen beiden Organen primäre Kontinuität, sekundäre Spaltung — durch zwischenwachsende Venen — annehmen mußten.

Sollte zeitweilig in der That eine Verbindung vorhanden sein (MINERVINI 1904), so ist die natürliche Erklärung — auf die JANOŠIK's und MIHALCOVICS' Deduktionen hinzielen — in der unmittelbaren Nachbarschaft der Ursprungsbezirke beider Organe im Cölomepithel zu suchen, die stets nachweisbar bleibt, wenn auch in örtlich weit beschränkterem Maße als bei den Reptilien: trefflich paßt zu diesem Unterschiede JANOŠIK's Bemerkung, daß bei den Vögeln diese Verbindung auch niemals einen so hohen Grad erreiche als bei ihren kaltblütigen Verwandten. Indessen scheint dieser Autor von vornherein Keimdrüsenstränge und Zwischennierengewebe nicht mit genügender Schärfe unterschieden zu haben, wie seine Angaben über „Ureier" in interrenalen Strängen beweisen. VALENTI's (1889) gewissenhafte Untersuchung der für die Organogenese in Betracht kommenden Stadien, bei denen er überhaupt keine Verbindung mit dem Keimorgan erwähnt, ist weiterhin geeignet, begründete Zweifel an ihrem regelmäßigen Vorkommen zu erwecken: anderseits scheint SOULIÉ's Angabe, daß die abgelöste

1) LOISEL (1904, p. 596) ist im Irrtum, wenn er den sogenannten gemeinsamen Ursprung von Keimdrüse und Zwischenniere für bisher noch nicht bei den Vögeln beobachtet hält. Nach seinen Darlegungen bleibt überhaupt unklar, was er unter der „ébauche commune mesenchymateuse" von Keimorgan und „Nebenniere" versteht; die letztere soll aus dem vorderen Ende jener Anlage hervorgehen.

Zwischennierenknospe sich nachträglich infolge ihrer Größenzunahme, wie mit der Leber, mit der Urniere, mit den Venen, so auch mit der zu dieser Zeit schon als männlich oder weiblich gut erkennbaren Geschlechtsdrüse in Beziehung setze (Hühnchen 100, 102 Stunden, Wellensittich von 5,5, 6, 8,5, 9 mm Länge), die Ansichten in diesem Punkte zu versöhnen, insbesondere wenn man Janošik's Mitteilung vergleicht, daß bei älteren Hühnchen (4,8 cm) die Verbindungen weit ausgiebiger seien, während man in jüngeren Stadien deren besonders im vorderen Teile gar keine, immer aber nur sehr spärliche fände.

Jedenfalls aber besteht während einer beträchtlichen Zeitspanne vor dem Auftreten solcher organogenetisch vollkommen gleichgiltigen neuen Beziehungen völlige Trennung beider Organe. Später beginnen, nach Rabl's Darstellung schon am 4. Tage, weite Blutgefäße Zwischenniere und Keimdrüse voneinander abzudrängen, so daß gegen Ende der 1. Brutwoche selbst die topographischen Beziehungen vollkommen verschwunden sind.

Ebenso trennen sich bei 9,5 mm langen Sittichen die Verbindungsstränge fast gänzlich, die sich in den Zwischenräumen der aufeinanderfolgenden Venulae renales efferentes zwischen beiden Organen hinüber- und herüberspannten, und bei 14,5 mm langen Embryonen ist die vorher oft unmöglich anzugebende Grenze überall leicht zu ziehen. Leider sind wir über die zweite Gruppe der sekundären Modifikationen, über die Umgestaltung des Systems, bei weitem nicht so gut orientiert, wie über die Lageverschiebungen. Wir wissen, daß die Vielzahl der Epithelknospen regellos verteilt war: ebenso regellos liegen die abgelösten Stränge jederseits der Medianebene in dem Stützgewebe zwischen Aorta und Mesonephros und bilden dort eine lang dahin gezogene Kette einzelner unabhängiger Zellenhaufen, in der keine Spur von metamerer Anordnung zu irgend einer Zeit nachweisbar ist: nur Hoffmann, der sie von den Malpighi'schen Körperchen der Urniere ableitete, mußte natürlich eine dementsprechend strenge Gliederung annehmen. Auf welche Art und Weise sich aber dieser Inselgürtel in den einen Hauptkörper wandelt, den man beim erwachsenen Vogel findet, ob Konkrescenz, ob Konzentration, ob eine ontogenetische Reduktion eine Rolle hierbei spielen, darüber wissen wir sehr wenig und ungenaues.

In der Zwischennierenkette ist nur insoferne eine Gliederung deutlich, als die kranialen Gruppen und Stränge in der Gegend des Kopfendes der Urniere oder etwas weiter schwanzwärts in deren oberem Drittel, etwa 0,3 mm, späterhin 1 mm distalwärts vom Ende der Vorniere nur spärlich an der Zahl sind: dann folgt ein Maximum der Dichtigkeit, das eine kurze Strecke kopfwärts vom proximalen Ende der Keimfalte beginnt und nicht ganz bis zur Mitte ihrer Länge reicht, daran sich weiter kaudalwärts eine Zone wiederum dünn ausgesäeter Epithelgruppen reiht: jener Bezirk dichtester Häufung ist nach seiner Lage an der Grenze des oberen und mittleren Drittels des Mesonephros identisch mit dem von Valenti schon zu Beginn der Organogenesis nachgewiesenen Wucherung, die so früh bereits, noch während der Kontinuität mit dem Mutterboden, all' die anderen Knospen im Epithel bei weitem an Größe überflügelt: sie ist es, die sich zum Hauptkörper der Zwischenniere umformt, der im weiteren Verlauf durch die Verbindung mit der zweiten, sympathischen Komponente die Nebenniere liefert.

An den kaudalen Endgliedern der Reihe läßt sich ein sehr eigenartiges und lehrreiches Verhalten beobachten, auf das insbesondere Fusari aufmerksam gemacht hat, ohne jeden Hinweis auf seine vergleichend-embryologische Bedeutung. Gegen Ende des 4. Tages bereits, deutlich zu Beginn des 6., ziehen diese Zellengruppen der rechten und der linken Seite nicht mehr genau in die Verlängerung der Hauptkette schwanzwärts, sondern weichen zugleich medialwärts ab, ohne sich indessen in der Medianebene miteinander zu vereinen. Diese Neigung weckt die Erinnerung an ähnliche Umlagerungen, die auf die Vernichtung der antimeren Bauweise der Zwischenniere abzielen, die bei den Haifischen, zeitlich weit vorgeschoben in die erste Phase der Organogenesis hinein, bei den Amphibien, wie hier in der zweiten Phase, bis zur Bildung unpaarer Interrenalkörperabschnitte gediehen, bei den Blindwühlen wenigstens das Kopfende zur nachträglichen Verschmelzung in der Medianebene gebracht haben.

Ueber das spätere Schicksal der kleinen kranialen wie kaudalen Zellenhaufen haben die wenigsten Beobachter eine Vorstellung geäußert: meist dürften sie dem

von der Untersuchung des mächtigen Hauptkörpers der Säugetiere befangenen Blick ob ihrer relativen Winzigkeit auch in den früheren Stadien entgangen sein — so spricht z. B. auch der letzte Untersucher, MINERVINI (1904), immer nur von einem Knötchen — wie sie in der That später schwinden, ohne daß über den Degenerationsvorgang etwas sicherzustellen wäre: jedenfalls geht auch beim Vogel nicht alle Zwischennierensubstanz, die sich embryonal anlegt, in die Bildung des Hauptkörpers ein.

VALENTI ist wohl im Recht, wenn er den Rest für transitorische Bildungen hält, die nur zuweilen unter unbekannten Bedingungen zu einer weiteren Entwickelung gelangen und ihnen für die Entstehung der Beizwischennieren eine hohe Bedeutung zuspricht [1]; doch leider hat er diese Idee, und damit das Vorkommen einer ontogenetischen Reduktion nicht, wie es bei Emys gelingt, durch Beobachtung zu sichern vermocht. DIAMARE (1896) hat in anderem Rahmen auf die phylogenetische Bedeutung dieser Bilder hingewiesen.

SOULIÉ (1903) berichtet von ähnlichen Erscheinungen auch für den Wellensittich: bei 5 mm langen Embryonen unterscheidet er eine kraniale Hälfte des Zwischennierenanlage von prismatischer Gestalt, und eine kaudale, die sich aus bereits abgelösten isolierten Zellenhaufen zusammensetzt: bei solchen von 11 mm Länge nähern sich die distalen Enden der beiderseitigen Anlagen der Medianebene und streben, sich vor der Aorta zu vereinigen, ohne sich jedoch immer zu erreichen.

Leider hat der peinlich genaue französische Untersucher dieser Seite der Organogenese gar keine Aufmerksamkeit geschenkt: weder beim Hühnchen noch beim Papagei äußert er sich über die Art und Weise, in der die isolierten Epithelhaufen und Stränge beim Hühnchens zu Anfang des 5. Tages, beim Wellensittich von 6 mm Länge in den einheitlichen Epithelkörper übergehen, den er bei jenem gegen Mitte und Ende des 5. Bruttages, sowie bei 6,5 mm langen Papageiembryonen schildert.

Auch von einem auffallenden Ueberwiegen einer Anlage und von distalen Fortsetzungen der Zwischennierenkette spricht er nicht, so daß er anscheinend nur die Zellenhaufen im Auge hat, die später in die Bildung des Hauptkörpers eingehen.

Ein einziger Autor, C. K. HOFFMANN (1892), hat für die Sumpfvögel Andeutungen einer Verkürzung des Interrenalorganes durch Konzentration gegeben. Seine Darstellung kann allerdings nicht ohne weiteres auf die Zwischenniere bezogen werden: leitet er sie doch aus Zellsträngen ab, die den Kapseln der MALPIGHIschen Körperchen der Urniere entstammen und die sich einerseits zum Keimdrüsennetz, andererseits zur ‚Rinde' umbilden sollen. Eine Verwechslung mit Keimdrüsensträngen ist also mehr als wahrscheinlich. Angenommen aber, es käme sein Ausgangsstadium durch nachträgliche Anlagerung der Knospen an der Mesonephros zu stande (p. 521), so würde sich für dieses recht alte Stadium die Länge der Zwischenniere auf neun Segmente beziffern, von denen zwei in die Gegend rostralwärts der Keimfalte, sieben in deren Höhe fallen. Der Bezirk engt sich angeblich auf sieben, dann auf drei Somiten ein. Eine Verkürzung läßt sich aber auf Grund dieser Daten nicht sicherstellen: denn er findet Bruchstücke von Strängen den MALPIGHIschen Körperchen auch später noch anhaften, Bruchstücke, die uns im Rahmen der entwickelten Anschauungen als Knospen außerhalb des konzentrierten Hauptkörpers zu gelten haben.

6. Säugetiere.

Die Entwickelung der Nebennierensysteme der Säugetiere ist in einer stattlichen Anzahl von Arbeiten zumal in jüngster Zeit beschrieben worden: sie behandeln fast alle Ordnungen, deren Vertreter leicht erhältlich sind.

Gänzlich fehlen in der Reihe nur noch die Beuteltiere, die Zahnlücker, die Rüsseltiere, die Halbaffen und die Affen. Vereinzelte Beobachtungen liegen für die Wale (MECKEL 1809) und die Fledermäuse (O. SCHULTZE 1897) mehr oder weniger eingehende Bearbeitungen für die Monotremen, die Insektivoren und Carnivoren vor; vollständige Entwickelungsreihen, zum Teil auf Grund von Beobachtungen mehrerer Untersucher, lassen sich für die Ungulaten, die Nager und die Primaten: für das Schwein, das Kaninchen und den Menschen aufstellen. Mit der Organogenese der Zwischenniere menschlicher Embryonen sind wir, wenn man von vereinzelten Angaben über ältere Stadien (FUSARI 1892) absieht, erst in der jüngsten Zeit durch

1) LOISEL (1904) erwähnt, daß sich die kaudale Partie der Keimdrüsenanlage (sic!) ablösen könne und sich als kleines drüsiges Organ oft zwischen den Hoden beim erwachsenen Sperling wiederfinde: wahrscheinlich sei dieses Körperchen eine „accessorische Nebenniere".

zwei ausgezeichnete Darstellungen bekannt geworden, durch die Specialstudie von J. Wiesel (1902) und die umfassende Amniotenarbeit von Soulié (1903). Zwar hatten sich gerade die ältesten Darstellungen der Nebennierenentwickelung vorzugsweise mit der des Menschen beschäftigt, wie die Mitteilungen von Meckel (1806, 1809), Burdach (1828), J. Müller (1830), Arnold (1831), Bischoff (A. L. II, 1842), Ecker (1846); doch in der Folgezeit wandten sich die Beobachter anderen, leichter in jüngeren Altersstufen zu beschaffenden Säugern zu, und nur die Lehrbücher brachten kurze, unzusammenhängende Bemerkungen über neue Beobachtungen, wie das von Kölliker (A. L. II, 1879), von Minot (A. L. II, 1894) und von Oscar Schultze (A. L. II, 1897), abgesehen von der Erörterung wesentlich histiogenetischer Einzelfragen, wie sie Mühlmann (1896) und Plecnick (1902) lieferten. In jüngerer Zeit hat Minervini (1904) einige ältere Föten untersucht.

Außer vom Menschen sind die jüngsten Entwickelungsstufen in der Säugerreihe von den Monotremen (Echidna aculeata), von den Ungulaten (Schaf, Rind, Schwein), von den Carnivoren (Katze), von den Rodentia (Maus, Kaninchen), von den Insektivoren (Talpa) bekannt, also von Vertretern aller überhaupt untersuchten Ordnungen; die vergleichende Betrachtung von Zeit, Ort und Art der Genesis lehrt hier Unwesentliches vom Wesentlichen trennen und ermöglicht die feste Umgrenzung eines Entwickelungstypus für die Säuger.

Bei einem menschlichen, 25 Tage alten Embryo von 6 mm Länge hat Soulié (1903) die ersten Spuren der Zwischenniere aufgefunden, nachdem er 4 mm lange Früchte vergeblich durchforscht hatte. Es geht indessen aus seiner Darstellung klar hervor, daß hier das Interrenalorgan bereits über die erste Jugend hinaus ist, denn nicht mehr die ganze Anlage, sondern nur noch einzelne ihrer Zellhaufen verharrten in der ursprünglichen Verbindung mit dem Mutterboden, dem Cölomepithel. Ein etwa 4,5 mm messender Embryo zeigte mir trotz peinlichster Untersuchung noch keine Andeutung des Entwickelungsbeginnes. So muß denn der Beginn der ersten Phase der Organogenese auf das Entwickelungsstadium von etwa 5 mm angesetzt werden, der Zeit nach etwa auf den Anfang der vierten Woche; der Abschluß der ersten Phase ist anderseits bereits schon bei 7 mm messenden Früchten zu suchen, denn bei solchen von 8 mm findet der französische Autor keine Spur einer direkten Kontinuität mit der Auskleidung der Leibeshöhle mehr, nur noch eine Verbindung mit der Keimdrüsenanlage; diese muß aber auch bald schwinden, denn bei 9 mm langen Embryonen sah Wiesel die Anlage völlig frei im Stützgewebe liegen.

Diese Kürze der Entstehungszeit beruht sicherlich nur auf der minimalen Zahl der bisher untersuchten Fälle und ist keineswegs als typisch für die Säugerzwischenniere zu bezeichnen; es dehnt sich im Gegenteil der Zeitabschnitt, in dem sich Zwischennierenknospen entwickeln, wie bei den Vögeln, so auch bei den Säugetieren beträchtlich lange aus; das erhellt aus den umfangreicheren Befundreihen an anderen Untersuchungsobjekten, zumal wenn mehrere Beobachter das gleiche Tier bearbeiteten. Am meisten fällt diese lange Dauer bei den Ungulaten in die Augen, bei den Artiodactyla sowohl, wie bei den Perissodactyla, beim Schafe wie beim Schweine. Von den acht Bearbeitern des zuletzt genannten Objektes — nämlich Gottschau (1883), Janošik (1883), Valenti (1887) Keibel (1897), Flint (1900), Wiesel (1901), Soulié (1903), Whitehead (1903) — haben alle mit Ausnahme von Gottschau und Flint wirklich erste Anlagen zu verzeichnen gehabt und diese verteilen sich auf Embryolängen zwischen 8 mm (Whitehead) und 20 mm (Wiesel). — Beim Hammel bestimmen Janošik (1890) und Soulié einmütig den Anfangstermin auf den Anfang der vierten Woche für Embryonen von 4—8 mm Länge, Mihalcovics (1885) findet indessen solche bei 18—20 mm, ja bei 25 mm Länge, d. h. bei Früchten, die etwa ans Ende der fünften Woche gehören. Den übrigen Beobachtern der Entwickelung am Schafe — Valenti (1835), Goodsir (1846), Ecker (1846), Gottschau (1883) — fehlen die Anfangsstadien. — Vom Rinde kommt nur für die

erste Anlage ein Embryo von 13,5 mm Länge in Betracht, den SOULIÉ beschrieb. Sonst liegen nur Mitteilungen über ältere Rinderfrüchte von ECKER (1840) und BISCHOFF (1842) vor. — Auch bei SOULIÉ's Pferdeembryonen handelt es sich um fortgeschrittene Entwickelungsstufen. — Bei den kleinen Säugern tritt trotz der schnelleren Reifung ihrer Früchte die Länge der ersten Phase ebenfalls sehr deutlich zu Tage; so bei den Nagern, der einzigen Klasse, für die wir über ein hinreichend vielseitiges Material verfügen, um uns ein Urteil über diese Feinheiten zu verschaffen. Beim Kaninchen bilden der 10. (SOULIÉ) und 14. Tag (VALENTI 1889) die Altersgrenzen, die jüngsten Embryonen messen 5, die ältesten 14 mm. Zwischen diese Werte fügen sich die Beobachtungen der anderen Autoren passend hinein: so die von JANOŠIK (1883, 1890) mit 11 Tagen, die von AICHEL (1900) mit 6,5–7 mm Länge. Alle übrigen Untersucher beginnen die Reihe erst mit morphologisch als älter zu beurteilenden Entwickelungsstufen, wie VON BRUNN (1872), KÖLLIKER (1879), GOTTSCHAU (1883), MITSUKURI (1889), CANALIS (1887), MINOT (1892), WIESEL (1900), ATKINSON (1901), MINERVINI (1904). Genau die gleiche Zeit, der 11. bis 13. Tag, kommt für die Maus in Betracht: ihnen entsprechen Embryolängen zwischen 4,4 und 7,5 mm, wie sie INABA (1891), FUSARI (1893), ROUX (1903), SOULIÉ (1903) für die Stadien der Proliferation aufzeichnen. Ratte und Meerschweinchen wurden ausschließlich in vereinzelten älteren Stufen, jene von MITSUKURI (1889), WIESEL (1900), SOULIÉ (1903), diese von SOULIÉ, CANALIS (1887) und MINERVINI (1904) erwähnt. — Bei Talpa, dem einzigen untersuchten Insektivoren, hat SOULIÉ im Gegensatz zu AICHEL (1900) Wucherungsstadien bei 4 mm bis zu 7,5 mm Länge der Früchte nachweisen können. Die Katze mißt zur Zeit der ersten Anlage nach SOULIÉ (1903) 7 mm; JANOŠIK (1883) beschreibt von diesem Tier nur alte Stadien. Vom Hunde ist trotz der Bemühungen von VON BRUNN (1872), CANALIS (1887), SOULIÉ und MINERVINI (1904) die erste Anlage noch unbekannt. Dies gilt wohl auch zum mindesten für die initialen Anlagen bei Echidna und trotzdem sind Bilder von kontinuierlichem Zusammenhange mit dem Peritonealepithel noch bei recht alten, 6,5 mm langen Tieren sichtbar (KEIBEL 1904, Textfigur 44).

Ein Einblick in den Entwickelungsgrad der einzelnen Tierarten beim Erscheinen der ersten Anlage ist nur für das Schwein und den Menschen zu geben. Das Schwein besitzt nach den Angaben aus KEIBEL's Normentafel (A. L. II, 1897) zu Beginn der vierten Entwickelungswoche etwas über 50 Urwirbel, im Sehorgan ist das Linsenbläschen eben von der Epidermis abgeschnürt, liegt ihr aber noch innig an, und die hintere Wand beginnt sich zu verdicken; beim Menschen ist es noch nach außen offen und der Augenstiel ist noch hohl. Beim Schwein treten die ersten Pigmentspuren in der Retina auf, beim Menschen sind noch keine sichtbar, ebensowenig als beim 7,5 mm langen Embryo nach HIS. Im Gehörorgan sind beim Schwein eben Sacculus und Utriculus in der Abschnürung begriffen, beim Menschen noch nicht, Bogengangstaschen fehlen noch bei beiden. Bei beiden sind vier Kiementaschen deutlich, die vierte Schlundtasche erreicht beim Schwein nicht, wie die drei vorderen, das Ektoderm. Die Urnieren sind beim Schwein mächtig entwickelt, beim Menschen weit schwächer; der WOLFF'sche Gang öffnet sich in die Kloake, beim Schwein beginnen sich eben die Nierenknospen zu bilden, beim Menschen ist noch nichts von ihnen sichtbar. Das Keimepithel ist beim Schwein eben kenntlich, beim Menschen nicht. Beim Schwein bildet sich kurze Zeit später der MÜLLER'sche Gang.

Wie die zeitliche, so stimmt auch die räumliche Ausdehnung der werdenden Zwischenniere bei den einzelnen Säugerordnungen gut überein; in der Gestalt der ersten Anlage offenbart sich indessen eine bei den engen Wechselbeziehungen zwischen Ort und Form überraschende Mannigfaltigkeit. Der 25 Tage alte menschliche Embryo von 6 mm Länge zeigt die erste Anlage der Zwischenniere, jederseits der Gekrösewurzel, etwas kaudalwärts vom Kopfende der Urniere in dem Raum ventral und lateral von der Aorta, medial von der enorm großen Vena cardinalis posterior, in der Form kugelig rundlicher oder eiförmiger Zellenhaufen von 80 μ Durchmesser, von denen einige noch mit dem Cölomepithel zusammenhängen (Fig. 344) [1]. Die Zwischennierenzone des Cölomepithels ist außerordentlich kurz — sie mißt nach brieflicher Mitteilung von SOULIÉ nur 120 μ — wuchert aber den-

1) Die Figur, angefertigt von Dr. ARGAND, hat mir Herr SOULIÉ auf meine Bitte freundlichst zur Veröffentlichung übersandt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

noch auch bei den Säugern in der Regel nicht in ihrer gesamten Länge gleichmäßig, es bilden sich vielmehr diskontinuierliche Sprossen. Die sehr spärlichen, anders lautenden Angaben für die anderen Tierarten lassen sich zum größten Teil leicht durch fälschliche Auffassung älterer Stadien als früheste Entwickelungsstufen erklären und können dann auch durch Beobachtungen anderer Forscher aus jüngeren Stadien leicht berichtigt werden. Nur bei dem Ameisenigel ist dies nicht möglich: Keibel (1903, 1904) beschreibt die, allerdings nicht mehr initiale, Anlage (p. 160) als eine niedrige Epithelfalte (Nebennierenfalte, d. h. Zwischennierenfalte, vergl. p. 464), als eine kontinuierliche Wucherung. Die Sprossen sind über die gesamte Länge der Zone durchaus unregelmäßig verteilt und ihre Anordnung gehorcht keinem erkennbaren Gesetze, am allerwenigsten dem der Metamerie.

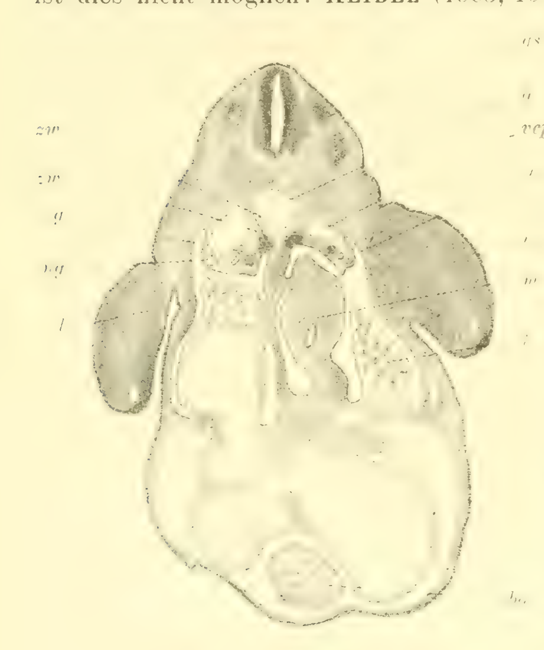


Fig. 344. Schnitt durch einen 25 Tage alten, 6 mm langen menschlichen Embryo. Zwischennierenknospen (*zw*) im Cölomepithel an der Gekrösewurzel zwischen Aorta (*a*) und Urniere (*u*). *ug* Urnierengang. *g* Glomerulus. *vcp* Vena cardinalis posterior. *ve* vordere Extremität. *m* Magen. *l* Leber. *ba* Bulbus aortae. Nach Soulié.



Fig. 345. Schnitt durch einen 7 mm langen Embryo von Talpa europaea. Zwischennierenknospe (*zw*) im Cölomepithel. *g* Glomerulus. *uk* Urnierenkanälchen. *vcp* Vena cardinalis posterior. *v* Vene. Nach Soulié (1903).

Die Zellenknospen haften bei einigen Tierarten, wie beim Menschen, der glatten Oberfläche des Cölomepithels an und ragen als Zellpfröpfe oder Sprossen in das Stützgewebe hinein (Fig. 345); bei anderen be-

dingen sie eine leichte — zuweilen höckerige (Schaf, MIHALCOVICS) — Verwölbung des Epithels, wie bei Echidna (KEIBEL), beim Schaf (JANOŠIK), beim Schwein (JANOŠIK, WIESEL, VALENTI), beim Kaninchen (VALENTI) und bei der Maus (INABA).

Diese Verschiedenheit erweist sich als eine lediglich von den Raumverhältnissen im dorsomedialen Cölomwinkel, sowie von der Intensität der karyokinetischen Prozesse abhängige Variation. — Weniger durchsichtig ist die Sachlage bei einer zweiten Formabweichung, die wegen der mannigfachen, unzulässigen Schlüsse, die man aus ihr zog, viel Unklarheit in die Ansichten über den morphologischen Wert und die Quelle der Zwischenniere gebracht hat. Bei einigen der untersuchten Tierarten (Rind, Schaf — SOULIÉ; Schwein — WIESEL, SOULIÉ; Kaninchen — AICHEL, WIESEL, SOULIÉ; Maus — FUSARI) nämlich ist das Cölomepithel der Zwischennierenzone keine einigermaßen ebene, sondern eine in viele mehr oder minder tiefe Falten gelegte Epithelplatte. Vorzugsweise in der Tiefe der Buchten (Fig. 346), doch auch (Kaninchen — SOULIÉ) auf der Höhe der Falten sprossen die Zellenknospen in das Gewebe hinein, daher besonders im ersten Falle leicht der Anschein einer vorgebildeten Einstülpung vorgetäuscht wird, in deren Grunde sich wesentlich die Zellenvermehrung abspielt. WIESEL und SOULIÉ geben für die Tiefe und Lage der Furchen einige Zahlen: bei Schafembryonen von 10—10,5 mm findet sie der französische Autor bis 150 μ tief, bis 100 μ lang; beim Kanichen von 6,5 mm 250 μ tief, bei einem von 7,5 mm mißt WIESEL Längen von 950 μ, beim Schwein von 10 mm bis $1\frac{2}{5}$ mm. Es erwähnen und zeichnen aber bei weitem nicht alle Beobachter, die nachweislich „erste Anlagen" vor Augen hatten, derartige Bilder: Katze, Maulwurf, Mensch zeigen von diesen Durchfurchungen der Gegend lateral von der Mesenterialfalte keine Spur. Ist schon diese Unregelmäßigkeit im Auftreten geeignet, den vorurteilslosen Beobachter höchst stutzig zu machen, so lassen die Beschreibungen sowie die Maßangaben keinen Zweifel daran, daß es sich in der That um Einfaltungen und Furchenbildungen, also um lediglich durch die räumlichen Verhältnisse bedingte Aeußerlichkeiten handelt, die mit dem mehr oder minder starken Prominieren der Anlage durchaus in eine Reihe gehören; irgend eine tiefere morphologische Bedeutung ist ihnen nicht beizumessen, vielleicht steht diese Erscheinung mit der stärkeren oder schwächeren Entwickelung der Radix mesenterii oder der Urniere in irgend einer Verbindung.

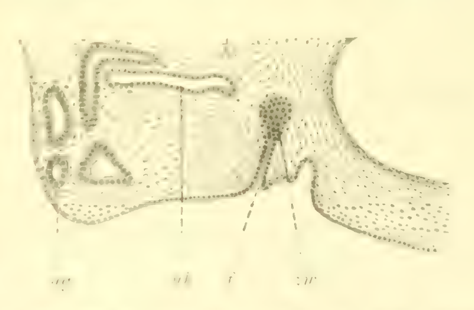


Fig. 346. Schnitt durch einen 6,5 mm langen Kaninchenembryo. Zwischennierenknospe (*zw*) im Grunde einer Falte des Cölomepithels (*f*). *ug* Urnierengang. *uk* Urnierenkanälchen. *a* Aorta. Nach AICHEL (1900).

Die Lage der Zwischennierenzone zeigt in der Reihe der Säuger nur unwesentliche Abweichungen. Im transversalen Sinne ist sie stets begrenzt durch den medialen Rand der Urniere an der lateralen, durch die Gekrösewurzel an der medialen Seite. Im longitudinalen Sinne mißt die Anlage im Mittel etwa 1 mm: eine besonders durchgreifende syntopische Beziehung herrscht zwischen dem oberen Drittel des WOLFF'schen Körpers und dem Interrenalorgan: beide ziehen stets Seite an Seite dahin: dabei ist das Kopfende der Zwischenniere immer eine kurze Strecke schwanzwärts von dem der Urniere gelagert. Diese Begrenzung gilt für Maulwurf (SOULIÉ), Maus (INABA), Kaninchen (VALENTI, AICHEL), Schwein, Schaf und Rind (SOULIÉ), sowie auch für Echidna: zu der Ortsbezeichnung „medialwärts von den Vornierentrichtern" in KEIBEL's (1903, 1904) Beschreibung ist zu bemerken, daß KEIBEL das proximale Ende der Harndrüse — mit guten Gründen — als Vorniere deutet (KEIBEL, 1904, p. 160).

Wechselvoller gestaltet sich die Beziehung zur Keimdrüsenfalte, die im allgemeinen beim ersten Auftreten von Knospen noch gar nicht vorhanden und somit vielfach überhaupt nicht zu berücksichtigen ist. Bei älteren Embryonen, die noch tardive Sprossen zeigen, aber über die früheste Jugend der Zwischenniere bereits hinaus sind, liegt der Geschlechtsleistenbezirk stets zum größten Teile kaudalwärts von dem der Zwischenniere, verschieden ist nur die Streckengröße, in der beide Organe Seite an Seite nebeneinander liegen. Hier finden sich alle Abstufungen vor: der bei weitem häufigste Fall ist die Anordnung, daß die Zwischenniere bereits kopfwärts der Keimfalte endet oder nur mit ihrem äußersten Schwanzende medial von dieser kaudalwärts ragt. Nur bei der Maus liegt nach Inaba die Zwischenniere im ganzen Verlauf längsseit der Keimdrüse. Offenbar spielt hier auch der in den einzelnen Beschreibungen recht verschiedene Sinn, den die Beobachter mit dem Begriffe Keimdrüsenanlage verbinden, eine nicht leicht zu beurteilende Rolle.

Der Entstehungsrichtung hat keiner der Beobachter besondere Aufmerksamkeit geschenkt, einige wenige Notizen lassen darauf schließen, daß die Entwickelungsprozesse in der Richtung vom Kopfe zum Schwanze hin ablaufen. Nur Inaba verzeichnet bei Mäuseembryonen von 12 Tagen im kranialen Abschnitte noch Wucherungen am Cölomepithel, während im kaudalen nichts derart mehr zu beobachten ist. Die gleiche Richtung schlagen auch die Phänomene der zweiten Phase ein, die ebenfalls wenig Beachtung gefunden haben: doch findet Janošik bei einem 27 mm[1]) langen Schweineembryo kopfwärts noch Verbindungen mit dem Mutterboden, am Schwanzende bereits vollendete Ablösung und Fusari beobachtet das gleiche für die 7,5 mm lange Maus. Die letzten Zeichen der Verbindung sind dünne Zellenstränge, die alsbald durchreißen. Hiermit ist dann die Organogenese vollkommen beendet, die Zwischenniere hat jede Spur ihrer Herkunft verwischt.

Die Fortbildung der werdenden Zwischenniere aus dem Stadium der diskontinuierlichen Zellenmassen zu einer einheitlichen Anlage scheint im wesentlichen nicht an einen bestimmten Zeitabschnitt der Organogenese gebunden zu sein. Auch über die Art dieses Vorganges ist wenig bekannt. So äußert sich Soulié leider nicht darüber, in welcher Weise sich beim Menschen die Zellenhaufen zur einheitlichen, 0,105 mm langen Zwischenniere ordnen, die ein 28 Tage alter Embryo von 8 mm Länge am kranialen Ende des Wolff'schen Körpers, zwischen diesem und der Aorta, ventral von der Kardinalvene, dorsal von der inzwischen entstandenen Keimfalte zeigt, welch' letzterer das Interrenalorgan innig angeheftet ist.

Auch die Verbindung mit der Geschlechtsdrüse geht schnell verloren, denn Wiesel erwähnt bei Embryonen von 9 mm Länge keine Vereinigung mehr, sondern schildert das einheitliche, aus allen Verbindungen gelöste Endprodukt der Organogenesis folgendermaßen[2]): „Die epitheliale Nebenniere ist bereits in Form einer dichten Zellan-

1) Janošik mißt offenbar stets, auch wenn er nichts Besonderes angiebt, die Embryonen nicht in der geraden, sondern in der größten Länge (vergl. p. 518 Anm.). Aus den Abbildungen von Keibel's Normentafel kann man feststellen, daß eine Embryogröße von 27 mm etwa einer geraden Länge von 16,4 mm entspricht. Dazu stimmt auch der morphologische Alterscharakter, den Janošik angiebt: erstes Auftreten der Müller'schen Gänge.

2) Herr Dr. Wiesel hatte die große Liebenswürdigkeit, mir diesen Befund, den er nach Beendigung seiner Arbeit über die Entwickelung der menschlichen Nebenniere an zwei Embryonen dieser Größe im I. anatomischen Institut zu Wien hatte erheben können, zur Veröffentlichung mitzuteilen. Damals war die Arbeit von Soulié noch nicht erschienen und 9 mm die jüngste überhaupt untersuchte Entwickelungsstufe. Meinen herzlichsten Dank möchte ich an dieser Stelle wiederholen.

häufung an den medialen Seiten des WOLFF'schen Körpers angelegt. Ihre kranio-kaudale Ausdehnung beträgt etwa 1 mm. Die Begrenzung ist keine ganz scharfe, sondern nur in der Dichtigkeit der Zellanhäufung gegeben. Eine eigentliche bindegewebige Kapsel fehlt völlig. Die Nebenniere besteht aus eng nebeneinander liegenden, rundlichen, durchaus gleichartigen Zellen, mit wenig Protoplasma und großem Kern. Eine Anordnung in Schichten fehlt vollständig. Auffallend ist die starke Vaskularisation des Organes."

Es spielt sich beim Menschen die Fortbildung der Anlage aus vielen kleinen zu einer großen Zellenmasse wohl in der Weise ab, daß die bereits abgelösten Knospen miteinander verschmelzen; wahrscheinlich nimmt SOULIÉ für die anderen Säugerordnungen auch eine solche Verschmelzung an, wenngleich eine bestimmte Aeußerung ebenso wie für den Menschen fehlt; er gebraucht wenigstens den Ausdruck „l'organe n'est pas conglobé" (p. 133). Bestimmter drückt sich AICHEL (1900) aus, der die abgelösten Knospen beim Kaninchen, etwa zwischen den Embryolängen von 7,5 bis 8 mm zu einem spindelförmigen Körper verschmelzen läßt.

Ist anderseits die Vereinigung bereits auf dem Stadium der Wucherungsvorgänge im Cölomepithel erfolgt, so erklären sich leicht solche Befunde, wie die von JANOŠIK bei 27 mm langen Schweinefrüchten, die eine zusammenhängende, aber ungleichmäßig starke, hier eingeschnürte, dort verdickte Anlage besaßen. An solche Bilder lassen sich die sehr wenig zahlreichen Beobachtungen anschließen, die von einer einheitlichen „diffusen" (SOULIÉ) Erscheinungsform berichten, wie das JANOŠIK für das Kaninchen, INABA, FUSARI für die Maus, JANOŠIK, WIESEL für das Schwein, JANOŠIK, MIHALCOVICS für das Schaf, KEIBEL für Echidna berichten. Es ist indessen hierbei wohl darauf zu merken, daß sich alle diese Angaben — mit Ausnahme allein derer für die Maus von INABA und FUSARI — auf ältere Entwickelungsstufen beziehen; bei ihnen könnte also möglicherweise die Vereinigung der vielen kleinen Herde schon vollendet vorgelegen haben, oder überhaupt jenes Stadium dem Blick der Beobachter entgangen sein.

Die Möglichkeit solchen Uebersehens liegt, wie aus einer Mitteilung von VALENTI hervorgeht, recht nahe: er sah eine, wenn auch geringe Anzahl von Wucherungsherden schon bei 11 mm langen Schweinsembryonen, erst bei 14 mm großen wurden indessen die beiden für die endgiltige Hauptanlage bestimmten kenntlich. Jedenfalls, so vermutet der italienische Forscher, gehen nicht alle in der Zwischennierenzone entstandenen Wucherungen in den Hauptkörper ein, sondern bleiben besonders in der Gegend kaudalwärts von jenem als isolierte Nebenkörperchen erhalten. Leider genügen seine Angaben nicht, um eine ontogenetische Reduktion mit Sicherheit anzunehmen und auch LOISEL (1904), der eine dahingehende Vermutung ebenfalls kurz erwähnt, bringt keine beweisenden Beobachtungen.

Wie beim Hühnchen, so nähern sich auch bei der Maus nach FUSARI (1893) und beim Kaninchen nach SOULIÉ (1903) die Schwanzenden der beiderseitigen Anlagen in der Medianebene einander. Sie sollen sogar beim Schafe (SOULIÉ 1903, p. 123) beim Kaninchen (v. KÖLLIKER 1879) und beim Schwein (JANOŠIK 1883) stellenweise miteinander verschmelzen. Dem widersprechen allerdings andere Beobachter (Kaninchen, MITSUKURI 1882, Maus, INABA 1891), und KOHN (1903) mag im Rechte sein, wenn er die Angaben über das Zusammenwachsen auf die Phäochromkörper dieser Gegend bezieht, die zumal die Aelteren nicht scharf von dem Interrenalkörper mögen unterschieden haben. Findet doch auch SOULIÉ (1903) beim Kaninchen zwischen den Anlagen ein trennendes Ganglion.

Mit diesen morphologisch bedeutsamen Wandlungen im Zwischennierensystem verknüpfen sich wiederum die gleichen syntopischen Konsequenzen, wie bei den übrigen Wirbeltieren — und wiederum müssen wir die Lageänderungen zur Klärung der mannigfachen irrtümlichen Anschauungen über die Herkunft des Systems heranziehen. Uebersahen die Untersucher die Frühstadien und faßten die frei im Stützgewebe liegende verschmolzene Interrenalanlage als erste Spur der Organbildung auf, so war die Ableitung von Zellen der embryonalen Stützsubstanz ein naheliegender Schluß, besonders für die älteren Beobachter, wie VALENTIN (A. L. II, 1835), GOODSIR (1846), v. KÖLLIKER (A. L. II, 1879). Doch auch in jüngerer Zeit haben MINOT (A. L. II, 1894, für Mensch, Kaninchen) und sein Schüler ATKINSON (1901, Kaninchen), MITSUKURI (1882, Kaninchen) und AICHEL (1900, Maulwurf) diese Theorie zu verteidigen gesucht: für alle diese Säugetiere kann indessen jetzt auf jüngeren Entwickelungsstufen der wahre Sachverhalt nachgewiesen werden; dabei ist es lehrreich, zu sehen, daß z. B. MITSUKURI die Begrenzung der Anlage gegen das Cölomepithel hin unscharf sah

und ihm dennoch die genetische Verknüpfung entging. v. BRUNN (1872) und GOTTSCHAU (1883) haben insbesondere das perivasale Stützgewebe, vielleicht auch das Endothel der großen Venen (Vv. cava inferior, renalis, spermatica interna) für die Quelle der Zwischenniere gehalten. Die innige sekundäre Nachbarschaft der abgelösten Anlage und dieser Gebilde ist ein schon von den übrigen Vertebraten her wohlbekannter Charakterzug.

Eine nachträgliche Annäherung der Anlagen an die Urniere kommt auch bei den Säugern zur Beobachtung (z. B. bei Talpa und Kaninchen, SOULIÉ 1903), doch tritt sie hier bei weitem nicht in dem Maße wie bei den niederen Amnioten in den Vordergrund, wie das schon JANOŠIK (1890, p. 7) betonte; es mag dazu die bei vielen Ordnungen nur geringe und die im allgemeinen nicht so regelmäßige Ausbildung des WOLFF'schen Körpers etwas mit beitragen. So ist auch für die Mammalia von keiner Seite eine direkte Abkunft der Zwischenniere von Kanälchen oder den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere behauptet worden, und nur die ältesten Beobachter (BURDACH 1828, BISCHOFF-A. L. II, 1842, HUSCHKE 1844) aus dem Anfang und der Mitte des vorigen Jahrhunderts glaubten bei ihren mehr makroskopischen Untersuchungen eine Ablösung der Nebenniere aus den WOLFF-schen Körpern nachweisen zu können, doch hatte schon JOHANNES MÜLLER (1830) dem energisch widersprochen und VALENTIN (1835) schloß sich ihm an. Um die Theorie der mesonephrischen Herkunft zu retten, hat AICHEL jüngst die Urnierentrichter als Vorläufer des Interrenalorgans in Anspruch genommen; er gab beim Kaninchen die Falten der Zwischennierenzone für Trichter aus, obwohl ihn Lage, Größe und Bau dieser Gebilde vor dieser ganz unbegründeten Behauptung hätten warnen können, deren Widerlegung den Nachuntersuchern — WIESEL, SOULIÉ — viel unnütze Arbeit verursacht hat.

Ueber die morphologischen Beziehungen der werdenden Zwischenniere zur Keimfalte endlich kann man sich schwer eine bestimmte Vorstellung verschaffen; zu dieser Unsicherheit trägt nicht unwesentlich die nicht immer gleiche Lage beider Organe bei. Bei einigen Tieren, z. B. Echidna, ist der hintere Teil des Epithelwulstes von der Keimdrüse nicht scharf abzugrenzen (KEIBEL 1903, 1904), es handelt sich aber nicht mehr um eine initiale Anlage, und die Keimfalte ist durch ihre mehr laterale und kaudale Lage sowie den Gehalt an Archigonocyten immer von der Zwischenniere zu unterscheiden; bei anderen hängen beide Organe mit ihrem Kopfende zusammen, sind aber im übrigen durch einen Stützgewebestreifen deutlich getrennt. Es besteht die Nachbarschaft im allgemeinen längere Zeit, nachdem die Verbindung mit dem Cölomepithel bereits gelöst ist und so liegen denn die abgelösten Zwischennierenhaufen aufs innigste der werdenden Keimdrüse an (GOTTSCHAU 1883). Immer aber entsteht die Verbindung erst sekundär (vgl. z. B. besonders die Entwickelung bei Talpa nach SOULIÉ 1903). Die Keimfalte erhebt sich erst zu einer Zeit, da längst bereits die ersten Knospen im Epithel der Leibeshöhle gebildet sind, immer wird die Verbindung relativ schneller gelöst, als in den anderen Wirbeltierklassen, wie für diese lautet die am nächsten liegende Erklärung dahin, daß stellenweise ein Zusammenfließen dem Wesen nach verschiedener Organanlagen stattfindet, die in lebhafter Zellenvermehrung begriffen sind und die unmittelbar benachbarten Epithelbezirken entstammen. Die wichtigen Folgen der intimen topographischen Beziehungen werden bei der Entwickelung der Beikörperchen im Zwischennierensystem gewürdigt werden.

Histiogenese des Zwischennierensystems.

1. Cyclostomen.

Mangels der für diese Untersuchungen notwendigen Larvenstadien (s. p. 467) kann über die Histiogenese bei den Neunaugen nichts berichtet werden; es ist nur darauf hinzuweisen, daß sich in dieser Tierklasse die für das Interrenalorgan charakteristischen lipoiden Zelleneinschlüsse schon zu Beginn der Organbildung in den Zellen zeigten (vgl. p. 468). Bei 35—40 mm langen Querdern unterscheidet sich das System nach GIACOMINI (1902) in keinem wesentlichen Punkte von dem des erwachsenen Tieres.

2. Fische.

Selachier. Spärliche Andeutungen über die Histiogenese der Zwischenniere bei den Haien enthalten die Arbeiten von BALFOUR (A. L. III, 1877, 1878), C. RABL (1896) und C. K. HOFFMANN (1900). Mit dem Aufbau des erwachsenen Interrenalorgans sind wir durch die schönen Arbeiten von DIAMARE (1896), SWALE VINCENT (1897), KOHN (1899) und vor allem von GRYNFELTT (1903) genau bekannt ge-

worden, von einer erschöpfenden Kenntnis der Zwischenstufen der Umwandlung sind wir indessen noch weit entfernt.

Das Parenchym der Anlage macht auf allen Stadien einen epithelialen Eindruck, gewinnt aber erst ziemlich spät (Stad. L. BALFOUR) sein eigenartiges Gepräge. Zu Beginn der Genese sind die Zellen regellos nebeneinander, aber dichter gelagert als die Zellen der Umgebung; bei Acanthias (24—25 mm) ordnen sie sich nach HOFFMANN im hinteren Teile des Organs zu soliden Strängen, weiter rostralwärts zu hohlen Schläuchen mit niedrigem Epithel, noch weiter nach dem Kopfe hin zu einem unregelmäßigen Netzwerke an: diese Formation trifft man in der Regel nur an den Stellen, die gerade der ontogenetischen Reduktion anheimfallen (p. 477). Bei noch älteren Tieren (85 und 150 mm) besteht das Organ aus einem Konvolut von Röhrchen mit oft undeutlicher Lichtung, die die Peripherie, und soliden Strängen, die das Zentrum des Interrenalstabes einnehmen. Die einzelnen Zellen gleichen auf jungen Stadien gar sehr denen der Sympathicusganglien (30 mm Acanthias, Fig. 347), erst später tritt ein



Fig. 347. Schnitt durch einen 40 mm langen Embryo von Acanthias vulgaris. *zw* Zwischenniere. 45. *gs* 45. Ganglion sympathicum. *iv* Wand der Vena interrenalis. *uk* Urnierenkanälchen. Nach C. K. HOFFMANN (1900).

Unterschied deutlicher zu Tage: die rundliche oder eiförmige Zellengestalt erhält sich auch, wenn sie größer geworden, ihr Zellenleib wächst heran, doch bleiben die Elemente im ganzen klein, und ihre Grenzlinien sind nur schwer sichtbar. Die Kerne zeigen auf jüngeren Stadien ein körniges Aussehen (BALFOUR 1878, Stad. L), bei älteren erscheinen sie groß und eiförmig gestaltet.

Die paraplasmatischen, lipoiden Einschlüsse sind bei Scyllium bereits auf sehr jugendlichen Entwickelungsstufen (24 mm) sichtbar. Zwischen den im allgemeinen ei-, selten kugelförmig gestalteten großen Zellenkernen (z. B. von den Ausmessungen 16×19 μ, 12×7 μ, hin und wieder auch 12×12 μ), die keine Nucleoli und nur spärliches, staubförmig fein verteiltes Chromatin erkennen lassen, sind Zellengrenzen nicht sichtbar; das zartgekörnte, lichte Protoplasma birgt in nicht eben sehr reichlicher Menge durch Osmium schwärzbare (JOHNSEN's Lösung) Körnchen, deren weitaus überwiegende Mehrzahl staubförmig

fein ist. Kügelchen von 4 μ Durchmesser fallen als besonders groß in die Augen, während sich eine größere Anzahl von 1 und 1/2 μ Größe vorfinden. Zum Vergleiche sei angeführt, daß die Fettkügelchen der Leberzellen sehr häufig bis zu 10 μ, meist 6—8 μ Durchmesser aufweisen. Das Stützgewebe in der Umgebung des Interrenalorgans, das sich durch eine einfache Lage spindliger Zellen klar und deutlich abgrenzt, und die Elemente der benachbarten Urniere sind bis auf eine minimale Zahl allerfeinster geschwärzter Pünktchen frei von Fett und fettähnlicher Substanz. Von dem erhalten bleibenden dorsalen Abschnitte (p. 477) der Zwischenniere ziehen Straßen von Zellen eine Strecke weit kranialwärts, die sich nur durch die etwas gestreckte Form ihres Kernes (z. B. 18×5 μ) von den Interrenalzellen unterscheiden, ihnen im feineren Bau, im Lipoidgehalte, völlig gleichen und sich durch diesen von den gewöhnlichen Stützgewebezellen der Umgebung scharf abheben. Dieser Befund kann dahin gedeutet werden, daß die Zellen des abortierenden Abschnittes des Zwischennierenstabes vor ihrem endgültigen Aufgehen in das Gefüge des Stützgewebes gleich ihren Stammesgenossen in dem persistierenden Teile ebenfalls specifische Plasmaprodukte abscheiden. Bis zu welchem Grade und Punkte dies geschieht, bleibt aufzuklären. Für die Annahme einer fettigen Degeneration liegt kein Anhalt vor.

Vom Stroma des Organs wird zuerst (Balfour, Stad. L) eine Kapsel sichtbar, die sich aus spindligen Zellen des umgebenden Gewebes bildet; später (Stad. O) erscheinen Scheidewände, die das Zwischennierengewebe in Lobuli zusammenfassen und deren faserige Natur allmählich deutlicher hervortritt (Balfour); nach Rabl (1896) sind auch die soliden Zellstränge der ältesten Embryonen nur durch spärliches gefäßführendes interstitielles Gewebe voneinander geschieden (Scyllium canicula, Torpedo); nach C. K. Hoffmann (1900) trennt bei 80 und 150 mm langen Acanthias nur ein reichmaschiges Netzwerk einfacher Gefäßendothelschläuche die Stränge voneinander.

Nach den ausführlichen Angaben Grynfeltt's (1903) ist im fertigen Organe in der That nur bei den größten Formen (Carcharias, Zygaena) eine beträchtlichere, aber wechselnde Menge fibrillären Bindegewebes in der Zwischenniere enthalten, während die kleineren Tierarten dessen gänzlich entbehren. Auch die Kapsel scheint nicht bei allen Species gleich stark und gleichzeitig ausgebildet zu werden: bei Acanthias z. B., dem Untersuchungsobjekte Hoffmann's, zeigen die Stränge des Interrenalorgans der älteren, 150 mm langen Fischchen derart innige nachbarliche Beziehungen zu den Kanälchen der Urniere, in deren Massen die Zwischenniere eingebettet liegt, daß der holländische Forscher auf den Gedanken geraten konnte, es möchte sich noch nachträglich der Mesonephros an der Bildung interrenalen Gewebes beteiligen — eine Ansicht, die naturgemäß bei der Existenz einer einigermaßen deutlichen Bindegewebescheide nimmermehr hätte entstehen können. Gerade aber an osmiertem Materiale, wie es Hoffmann vorlag, gelingt die Unterscheidung bei Scyllium jederzeit so leicht, daß für diesen Hai wenigstens jeder Gedanke an einen derartigen Uebergang so heterogener Gewebe ineinander völlig von der Hand gewiesen werden muß.

Teleostier. Die große Verschiedenheit der Ansichten, die sich Huot (1897, 1898, 1902) und Srdinko (1903) über die Art der Entstehung der Stannius'schen Körperchen gebildet haben (vgl. p. 480), tritt auch in den Vorstellungen über die histiogenetischen Vorgänge zu Tage, die sie allerdings nur nebenher erwähnen. Huot läßt zur Zeit des Ausschlüpfens die ursprünglich einheitliche hohle Zellenblase sich in Tochterblasen zerschnüren, die allmählich ihre Lichtung einbüßen, sich innig aneinanderdrängen und in ihrer rundlichen Form gegenseitig verunstalten. Zahlreiche Gefäße schlängeln sich zwischen den Bläschen hin-

durch, die in ihrer Gesamtheit die Zwischenniere des erwachsenen Tieres darstellen. Bald bleiben sie an Ort und Stelle liegen, bald senken sie sich (Hippocampus) in die Substanz der Nieren hinein. SRDINKO dagegen, der den von HUOT behaupteten Ursprung der Körperchen aus dem WOLFF'schen Gang mit Sicherheit als unrichtig erweisen konnte, setzt den Beginn der Histiogenese bereits auf die Größe von 10 mm (Syngnathus) und hält sie bei 60 mm Länge für abgeschlossen. Die zuerst ungeordnet nebeneinander liegenden Zellenhaufen reihen sich unter Vermehrung ihrer Zahl zu Balken auf, zwischen die sich Fortsätze der bindegewebigen Kapsel hineinschieben. Beim erwachsenen Tier liegen die Zellen dicht gedrängt an der Peripherie, lockerer in der Mitte der einzelnen Zellenzüge, die Balken werden durch dünne Gefäßendothelröhrchen getrennt. Im übrigen bestätigt er HUOT's Beschreibung vom feineren Aufbau des ausgebildeten Organs, geht aber auf die Streitfrage: geschlossene Bläschen oder lichtungslose Zellenstränge nicht näher ein (Fig. 279, 280). Wie sich am Erwachsenen keine Osmiumtetroxyd- oder Scharlach- und Sudanreaktion des Paraplasma wollte erreichen lassen, so ist auch bei den Embryonen, älteren wie jüngeren, kein positiver Ausfall zu verzeichnen.

Amphibien und Amnioten.

Die Histiogenese der Zwischennierensysteme bei den Amphibien und Amnioten ist zeitlich so untrennbar mit der Bildung der Nebenniere verknüpft, daß beide Erscheinungsreihen zusammen abgehandelt werden müssen (p. 551). An dieser Stelle sollte indessen wenigstens das Schicksal der im autonomen Zustande verharrenden Partieen des Interrenalsystems, der primären Beizwischennieren, seine Darstellung finden, da sie ja mit der Bildung einer Nebenniere nichts zu thun haben. Praktische Gründe, vor allem die Unzulänglichkeit unserer Kenntnisse über ihre Entwickelungsweise, lassen es ratsamer erscheinen, sie zusammen mit der Genese der sekundär entstehenden Nebenkörperchen im Anschluß an die Bildungsgeschichte der Nebenniere zu besprechen.

II. Das phäochrome System.

Die Entwickelung des phäochromen Systems bei den niederen Anamniern.

1. Cyclostomen.

Die einzige Angabe über das chrombraune System der Ammocöten stammt von GIACOMINI (1902), dem Entdecker dieser Gebilde bei Petromyzon, her: die jüngste untersuchte Larve von 35 mm Länge bot, um es kurz zu sagen, in Bau und Anordnung völlig die gleichen Bilder dar, wie das erwachsene Tier (s. p. 451). Einen Einblick in das Verhältnis der phäochromen Körperchen zum Sympathicus wird erst die noch gänzlich unbekannte Entwickelungsgeschichte gewähren können: der Syntopie des fertigen Systems kann eine ausschlaggebende morphologische Bedeutung nicht beigemessen werden, wenn auch GIACOMINI die überaus engen Beziehungen zu den venösen Gefäßen mit Recht in den Vordergrund der Betrachtung rückt.

2. Fische.

Die Grundlage unserer Kenntnisse über die Entwickelung des phäochromen Systems bilden noch heute die Beobachtungen BALFOUR's (A. L. III, 3, 1874, 1877, 1878, A. L. II, 1880/81) über die Genese bei den Knorpelfischen. Sie wurden ihrem wesentlichen Inhalte nach von VAN WIJHE (1889) und C. RABL (1896) bestätigt und durch C. K. HOFFMANN (1900) in seiner Abhandlung über die Entwickelung des Sympathicus bei Acanthias vulgaris erweitert und vertieft. Die Behauptungen AICHEL's (1900) und die Ansichten von HALLER (1901)

über die genetischen Beziehungen des chrombraunen Systems zur Urniere haben, wie die älteren Mitteilungen von Semper (1875, 1875*), der die Körperchen vom Mesoderm (= Mesenchym) ableitete, nur historisches Interesse.

Leider beziehen sich alle Angaben allein auf die Haie: (Scyllium — Balfour 1877, van Wijhe 1889, C. Rabl 1896; Pristiurus — van Wijhe 1889, Aichel 1900, Acanthias — Semper 1875, 1875*, C. K. Hoffmann 1900, Haller 1901). Weder über die Rochen [1]) noch über die Holocephalen liegen Untersuchungen vor. — Ueber die Genese des Systems bei den Knochenfischen findet sich nur eine mehr beiläufige Mitteilung von Srdinko (1903). Bei den Ganoiden hat überhaupt erst in allerjüngster Zeit Giacomini (1904) das System aufgefunden, für die Dipnoer steht auch dieser Nachweis noch aus.

Selachier.

Die Anlagen der sympathischen Ganglien, deren Bildungsweise an einer anderen Stelle dieses Werkes ihre Darstellung findet, stellen sich zu einer bestimmten Zeit des Embryolebens (Scyllium, Stadium L — Balfour 1877, etwa 17 mm lang; Acanthias von 22, 24—25 mm Länge — C. K. Hoffmann 1900) als eine streng segmental gegliederte Kette unregelmäßiger oder rundlicher Haufen dichtgedrängter Zellen von durchaus gleichartigem Aussehen dar (Fig. 304). Durch einen mehr oder minder starken Ramus communicans verbindet sich ein jeder von ihnen mit dem medialen Zweige des ventralen Astes ihres zugehörigen spinalen Nerven (Fig. 348). Den Zellenhaufen umströmt das Blut von allen Seiten: rostral und ventral wird er von der Intercostalvene mit ihrer auf- und absteigenden Wurzel, kaudal und dorsal von der Zwischenrippenarterie umfaßt. Frühzeitig bereits senkt sich aus der Intercostalarterie ein kleiner Gefäßzweig in seine Masse hinein.

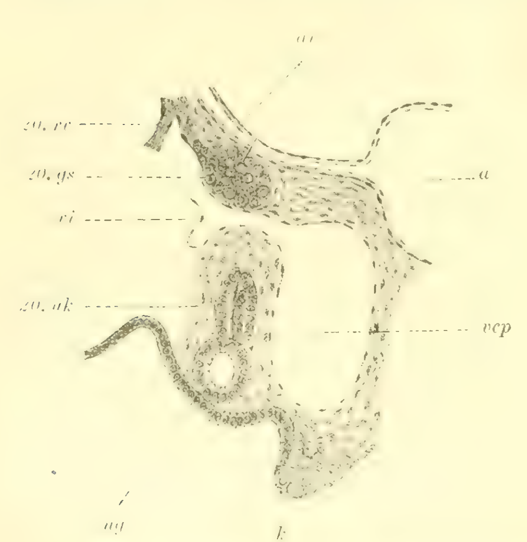


Fig. 348. Schnitt durch einen 24 mm langen Embryo von Acanthias vulgaris. Das 20. sympathische Ganglion (*20. gs*) durch den Ramus communicans mit dem Ramus ventralis (*20. rv*) verbunden, zwischen Arteria (*ai*) und Vena (*vi*) intercostalis. *a* Aorta. *20. uk* 20. Urnierenkanälchen. *ug* Urnierengang. *k* Keimdrüse. *vcp* Vena cardinalis posterior. Nach C. K. Hoffmann (1900).

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung beginnt sich die einheitliche Anlage morphologisch und histiologisch in zwei verschiedene Teile zu sondern: in den ganglösen und in den phäochromen Abschnitt. Zunächst gewinnt der Ramus communicans innigere Beziehungen zu den mehr medial und central gelegenen Elementen (Balfour 1877 — Stadium zwischen M und N); doch gleicht hier, wie auf dem Stadium O

1) Aichel (1900) stützt angeblich seine Behauptungen auch auf die Befunde an Torpedo, ist aber Beweis und Belege bisher schuldig geblieben.

(Scyllium etwa 30 mm — BALFOUR 1877) und bei einem Acanthias von 30 mm Länge (C. K. HOFFMANN 1900) noch jede Zelle ihrem Aussehen nach durchaus der anderen. Alsbald aber (Stadium Q — BALFOUR 1877, 53 mm Scyllium — C. RABL 1846; Acanthias 40 mm — C. K. HOFFMANN 1900) macht sich allmählich immer deutlicher ein Unterschied zwischen ihnen bemerkbar und zwei verschiedene Zellentypen werden kenntlich: eine geringere Zahl von Zellen mit großem Kerne und umfangreichem Protoplasmaleibe, von Sympathoblasten, findet sich meist an der medialen Seite der Anlage: sie ähneln den Zellen der spinalen Ganglien; andere mit mehr oder weniger ovalen Kernen, die Phäochromoblasten, erinnern an epitheliale Formen (C. RABL 1896) und bilden den weitaus größten Teil der Elemente. Dann nehmen jene eine birnförmige Gestalt an, ihr rundlicher großer Kern mißt 14—16 μ und färbt sich nur blaß: 30 bis 40 an der Zahl liegen diese ohne weiteres als Nervenzellen erkennbaren Elemente im ventro-medialen Bezirke der Anlage (Acanthias 80 mm — C. K. HOFFMANN 1900). Die Phäochromoblasten aber stellen kleine, sich viel dunkler färbende Zellen dar, die nur einen schmalen Protoplasmasaum, undeutlich abgesetzte Grenzlinien, rundliche, 8—10 μ große oder mehr ovale Kerne, hin und wieder zu zweien in einer Zelle, mit einem längsten Durchmesser von 11—12 μ besitzen. Diese Jugendformen wandeln sich späterhin in die phäochromen Elemente um: so beginnt bei 30 mm langen Scylliumembryonen in den kranialwärts gelegenen Ganglienmassen die Reaktion auf Chromsalze aufzutreten, während man sie weiter distalwärts noch vermißt. Bei Acanthias von 150 mm (C. K. HOFFMANN 1900), bei Scyllium von 90 mm Länge ist der Vorgang vollendet und der Zustand des erwachsenen Phäochromkörperchens erreicht (Fig. 349). Histiologisch zeichnen sich die jugendlichen wie die ausgebildeten Elemente durch die Regellosigkeit ihrer Anordnung aus: das Körperchen erscheint als einheitlicher, weder in Stränge, noch in Ballen gegliederter von einer zarten Kapsel eingeschlossener Haufen, von feinen Kapillargefäßen und überaus spärlichem Bindegewebe durchzogen (GRYNFELTT 1903), das auch im höheren Alter nicht zunimmt. Rinden- und Markschicht, wie sie BALFOUR (1877) annimmt, ist nicht erkennbar. Die Durchmischung mit den Ganglienzellen ist in den einzelnen Regionen ganz verschieden: es kommen beim erwachsenen Tiere inmitten der größten Ganglien phäochrome Zellen vor (GRYNFELTT 1903).

Je nach Ordnung, Gattung, Art und Einzeltier, und hier wiederum verschieden in jedem Körperabschnitte, erleidet die ursprünglich wohl überall gleichmäßig streng gegliederte Kette der Anlagen nachträglich tiefgreifende Umgestaltungen durch Vergrößerung, durch Schwund, durch Verschmelzung der Einzelstücke. Auf diese Weise kommt das ungemein formenreiche Bild zu stande, das die vergleichend-anatomische Untersuchung (CHEVREL 1889, DIAMARE 1896, VINCENT 1897, GRYNFELTT 1903) der Selachier von dem Aufbau des phäochromen Systems liefert. Aus der Unzahl der vorkommenden Varianten heben sich durch ihre Beständigkeit einige wenige Veränderungen ab, deren Entstehungsweise überdies durch C. K. HOFFMANN (1900) bei Acanthias genauer bekannt geworden ist. Sie betreffen das kraniale und das kaudale Ende der Kette, während sich die Ganglien der Segmente 15—16 bis 46 dauernd als gesonderte Zellenhaufen erhalten und sich demzufolge auch die Phäochromkörper dieser Leibesgegend in nahezu

streng metamer gegliederter Reihe beim ausgewachsenen Tiere wiederfinden (Grynfeltt 1903, p. 23).

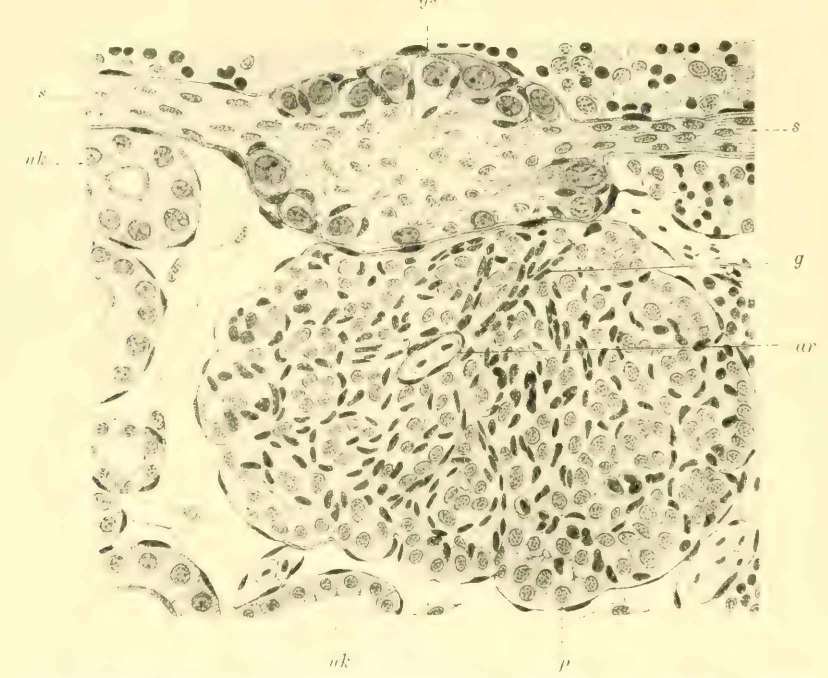


Fig. 349. Schnitt durch ein sympathisches Ganglion (*gs*) und ein Phäochromkörperchen (*p*) oder Suprarenalkörper von Acanthias vulgaris. *s* Sympathicus. *uk* Urnierenkanälchen. *ar* Arterie des Phäochromkörperchens. Nach Haller (1901).

Ob die sympathischen Ganglien des Schwanzes, die schon bei 150 mm langen Haien mehr und mehr die ursprüngliche Knötchenform einbüßen, auch phäochrome Zellen oder wenigstens Phäochromoblasten ausbilden, ist noch nicht festgestellt, letzteres jedoch nach der Beschreibung von Hoffmann (p. 19) nicht unwahrscheinlich, jedenfalls existieren auch in ihnen zeitweise zwei verschiedene Zellenformen. Grynfeltt (1903) kennt beim erwachsenen Hai nur Phäochromkörper der Bauchhöhle, erwähnt von solchen im Schwanz kein Wort. — Die letzten drei sympathischen Ganglien des Rumpfes verschmelzen zunächst der Länge nach miteinander, sodann vereinen sich die beiden Antimeren zu einer großen unpaaren Ganglienzellenmasse, die schwanzwärts vom Ende der Zwischenniere unter der Aorta liegt: die phäochromen Anteile dieser sechs Ganglien scheinen sich an diesem Vorgange indessen nicht zu beteiligen: von einem entsprechend großen Phäochromkörper ist in dieser Gegend der Leibeshöhle nichts bekannt.

Am vorderen Ende der Leibeshöhle abortieren die ersten sechs Ganglienanlagen vollkommen, ohne, sei es sympathische, sei es phäochrome Ueberbleibsel zu hinterlassen. Die folgenden Ganglien, 6 bis 16, verschmelzen indessen zu massigen Körpern von bedeutender Größe: Acanthiasembryonen von 30 mm Länge, bei denen jene spurlos verschwunden sind, zeigen den Beginn des Verwachsungsvorganges: noch ist der 14. Knoten frei, der 6. bis 10. einerseits, der 11. bis 13. anderseits sind in je ein großes Ganglion aufgegangen. Bei etwas älteren Embryonen ist das sechste Ganglion der vorderste freiliegende Knoten, und die beiden kranialwärts in der Reihe folgenden großen Verschmelzungsganglien stellen sich nach der leicht verständlichen Aus-

drucksweise von C. K. HOFFMANN (1900, p. 10) als (7. G. sy.—12. G. sy.) und (13. G. sy.—15. G. sy.) oder (8. G. sy.—13. G. sy.) und (14. G. sy.—15. G. sy.) dar, die ihren Ursprung aus den entsprechenden Teilgliedern noch aufs deutlichste durch ihren Zusammenhang mit den Rr. communicantes der Spinalnerven verraten. Bei noch älteren Larven endlich von 38 bis 40 mm Länge scheinen die vorderen Partieen dieser großen Ganglienmassen wiederum zu abortieren. HOFFMANN findet nur ein großes Ganglion in dieser Gegend, das die Teilstücke (G. sy. 10 — 14) umfaßt. Es können sich bei diesen Tieren auch noch G. sy. 15 + 16 zu einem kleinen Knoten vereinen. Nach VAN WIJHE (1889) verläuft der Prozeß bei Pristiurus ganz ähnlich: die vordersten Ganglien schwinden, die Knoten 8 bis 12 verschmelzen zu einer Zellenmasse, die folgenden bleiben für sich bestehen. Die phäochromen Anteile dieser vereinigten Sympathicusganglien bilden die 1809 von DUVERNOY (1837) entdeckten Axillarherzen, die ältesten der bekannten selbständigen, vom Zwischennierensystem unabhängigen Phäochromkörperchen (s. Fig. 277).

Im Gegensatz zu diesem Auftreten größerer Komplexe in der kranialen Cölomgegend können in der distalen in mehr oder minder großer Ausdehnung die Phäochromkörperchen fehlen, des weiteren können in der Kette durch unregelmäßige Verschmelzungen einerseits größere Körper, andererseits Lücken entstehen. Im allgemeinen ist die Neigung zur Dysmetamerie bei den Rochen in viel höherem Grade nachweisbar, als bei den Haien. Im einzelnen ist das nicht nur nach der Art, sondern auch individuell in weiten Grenzen schwankende Formenbild des phäochromen Systems in seiner Entstehungsweise durch die Klarlegung der Grundzüge hinreichend verständlich, in ihren Einzelheiten ist sie aber nicht genauer durchforscht worden. Das Resultat dieser variierenden Ausbildungsweisen liegt in den vergleichend-anatomischen Darstellungen in reichhaltiger Fülle vor, die besonders die oben (s. p. 535) genannten Arbeiten geliefert haben.

SEMPER (1875, 1875*) hat zuerst bei Haiembryonen, noch ohne ihre Bedeutung zu erkennen, die Anlagen der phäochromen Körper gesehen, sie vom Mesoderm hergeleitet und sich dabei gegen den von MEYER (1875) ausgesprochenen Gedanken gewandt, daß sie mit den Segmentalorganen in Zusammenhang ständen. Diese Behauptung ist aber in jüngster Zeit von AICHEL (1900) und von HALLER (1901) erneuert worden, ohne daß einer der Autoren weder den angenommenen Ursprung aus den Kanälchen der Urniere, noch die Unrichtigkeit der Vorstellung von der Abkunft aus den Anlagen des Sympathicus irgendwie zu beweisen vermocht hätte. Die Frage, ob auch im späteren Leben aus Ganglienzellen des Sympathicus chrombraune Elemente hervorgehen können (physiologische Regeneration des phäochromen Gewebes), harrt noch ihrer endgiltigen Lösung; über die oft beschriebenen „Uebergangszellen" zwischen beiden Zellenarten herrscht noch durchaus Unklarheit. DIAMARE (1902) vermutet beim erwachsenen Hai in den mehrkernigen Sympathicuszellen Jugendformen der chrombraunen Elemente; VINCENT (1898*) erblickt Zwischenstufen in solchen Elementen, die zwar die Chromfärbung annehmen, aber an Größe die übrigen chrombraunen Zellen übertreffen und die Größe der Nervenzellen erreichen. GRYNFELTT (1903) kennt kleine Zellenhaufen in der Nachbarschaft der Phäochromkörper, die sich durch ihren großen Kern, die Kleinheit des Zellenleibes und das Fehlen der Chromreaktion auszeichnen: sein Vergleich mit den Zellennestern des Amphibiensympathicus beruht sicherlich auf einer Mißdeutung, da sich deren Elemente gerade durch die intensive Chromfärbung von ihnen unterscheiden. Dagegen können sie nach der gegebenen Schilderung durchaus den Phäochromoblasten an die Seite gestellt werden.

Teleostier, Dipnoer, Ganoiden.

Ueber die erste Anlage des phäochromen Systems in diesen Ordnungen der Fische ist nichts bekannt. SRDINKO (1903) hat bei jungen, 20 mm langen Siphonostomen ventral von der Aorta zwischen den WOLFF'schen Gängen eine mit Karmin intensiv färbbare Zellengruppe gesehen, die er trotz der fehlenden Phäochromreaktion

für die Anlage des von ihm als chrombraunes Körperchen bei erwachsenen Tieren gedeuteten Gebildes hält.

Die Entwickelung des phäochromen Systems der Amphibien und Amnioten.

Die Einzelheiten der ersten Entwickelungsvorgänge im phäochromen System sind bei den höheren Wirbeltieren bisher noch nie einer systematischen Untersuchung gewürdigt worden; zumal im Vergleiche zu den Kenntnissen über die Genese der Zwischenniere sind die Erfahrungen überaus lückenhaft und eine Anzahl interessanter Punkte harren noch der Aufklärung. Weder von der Aussonderung der gesamten Anlage aus dem sympathischen Muttergewebe — dem ersten Abschnitt der Bildungsgeschichte — noch von dem Schicksale des dauernd selbständig bleibenden Teiles, von dem an zweiter Stelle zu berichten ist, läßt sich ein einigermaßen abgerundetes Bild entwerfen. Nur die weitere Ausbildung des chrombraunen Gewebes, das sich dem interrenalen Organe angliedert, ist genauer durchgearbeitet worden: sie ist ihrem Wesen nach mit der Geschichte der Nebenniere innig verknüpft und ist in deren Rahmen abzuhandeln.

3. Amphibien.

Semon (1891) und vor allem Brauer (1902) verdanken wir unsere Kenntnisse über die Anlage des Systems bei der Blindwühle. Von



Fig. 350. Schnitt durch einen 40 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus. Vom sympathischen Ganglion (*gs*) erstreckt sich ein Zellenstrang zu einer dunkelgefärbten Zellengruppe, die dicht einer abgelösten Zwischennierenknospe (*zw*) anliegt. Beide drängen sich in den Raum zwischen Aorta (*a*) und Hohlvene (*vc*) hinein. *ug* Urnierengang. *mg* Müller'scher Gang. *v* Vene. *uk* verschiedene Abschnitte des Urnierenkanälchens. Nach Brauer (1902).

den sympathischen Ganglien lösen sich, nachdem die Organogenese der Zwischenniere längst beendet ist, Gruppen von Zellen ab, die sich durch ihr dichtes, feinkörniges Plasma, durch die Größe ihres Zellenleibes und ihres Kernes und durch ihre starke Färbbarkeit scharf vom Bindegewebe abheben (Hypogeophis, Stad. 35, Fig 312). Sie wandern längs der Wand der Aorta ventralwärts und ordnen sich dabei gewöhnlich in Reihen an. In vereinzelten Fällen bleiben sie durch eine zusammenhängende Zellenreihe mit ihrem Ursprungsorte verbunden (Fig. 350). Die Zahl der Elemente wechselt. Zuweilen konnte Brauer beobachten, daß ein Teil der Zellen an der dorsalen Seite der Nieren liegen bleibt, etwa in der Lage, wie sie den phäochromen Körperchen der Haie zukommt: die weitaus größte Menge aber vereint sich mit dem interrenalen Gewebe zur Nebenniere. Da wir nicht einmal eine Darstellung des chrombraunen Systems der erwachsenen Blindwühle besitzen, so kann man sich von dem Schicksal des autonomen Abschnittes, seinem Massenverhältnis zum Nebennierenteile keine Vorstellung machen.

Fig. 351.

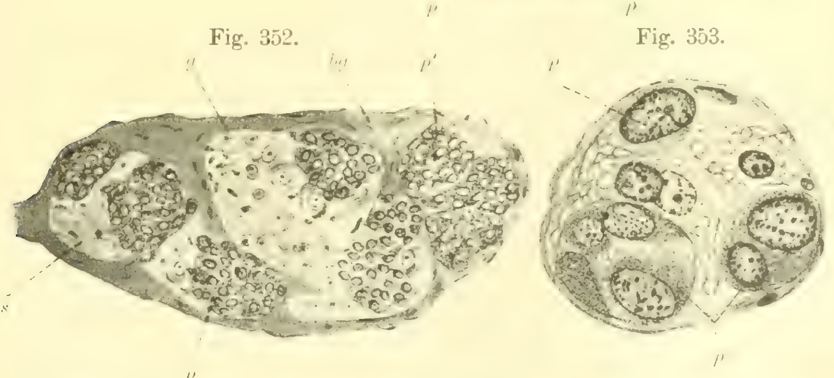


Fig. 351. Schnitt durch den Grenzstrang des Sympathicus (*s*) von Salamandra maculosa mit Ganglienzellen (*g*) und phäochromen Zellen (*p*). Nach Giacomini (1902).

Fig. 352. Schnitt durch ein Ganglion coeliacum von Rana esculenta. *s* Nervenfasern. *p* phäochrome Zellen. *g* Ganglienzellen. *p'* ein Phäochromkörperchen. Nach Giacomini (1902).

Fig. 353. Schnitt durch den Grenzstrang des Sympathicus (*s*) von Salamandra maculosa mit phäochromen Zellen (*p*). Nach Giacomini (1902).

Fig. 352. Fig. 353.



Für die Anuren und Urodelen vermißt man wiederum alle Angaben über die ersten Sonderungsprozesse, und nur die Befunde im ausgebildeten Organismus, besonders die groß angelegte Untersuchung von Giacomini (1902), liefern einige An-

haltspunkte für die weitere Ausbildung des chrombraunen Gewebes. Schon Leydig (1853) beschrieb die „Zellennester“ im Sympathicus und seinen Ganglien bei diesen Tieren aufs genaueste; Beale (1863), v. Kölliker (1867), Courvoisier (1868) kannten sie und S. Mayer (1872) wies durch eingehende Besprechung auf diese Gebilde hin. Hier liegen sie bald einzeln, bald in größerer Zahl mit den Ganglienzellen in derselben Hülle vereint (Fig. 351, 352), bald bilden sie vollkommen selbständige Körperchen (Fig. 353). Demnach muß ein Teil der Phäochromoblasten in seinem ursprünglichen Verbande mit den Sympathoblasten verharren. Ein anderer Teil löst sich vollkommen aus seiner primären Verbindung mit diesen. Bei den Urodelen überwiegen beide den dritten Abschnitt des Systems, der sich dem Interrenalorgan angliedert, an Masse bei weitem, während bei den Anuren ein größerer Teil in das Gefüge der Nebenniere einbezogen wird. Bei dem für die Amphibien sicher nachweisbarsn genetischen Zusammenhange des chrombraunen Gewebes und dem Sympathicus erweisen sich die innigen Beziehungen des Systems zu den Gefäßen bei ausgebildeten Tieren, auf die Giacomini (1902) bedeutenden Wert legt, auf's deutlichste als morphologisch sekundär erworbene Charaktere. Die Uebergangsformen zwischen interrenalen und chrombraunen Elementen, die Leydig (1853) vom Salamander beschrieb und deren Vorkommen S. Mayer (1872) für möglich erklärt, sind von späteren Forschern naturgemäß nie beobachtet worden.

4. Reptilien.

Für die Ableitung des phäochromen Systems aus dem Sympathicus haben sich einmütig Braun (1882), Weldon (1885), Hoffmann (1889) und Soulié (1903) ausgesprochen, nur v. Mihalcovics (1885) scheint auf dem Standpunkte der Homogenese zu stehen, denn er erwähnt von einer besonderen Anlage der „Marksubstanz“ nichts; allerdings fehlen in seiner Darstellung auch Einzelheiten über die Differenzierung der einheitlichen Anlage in die beiden Gewebearten. Soulié's

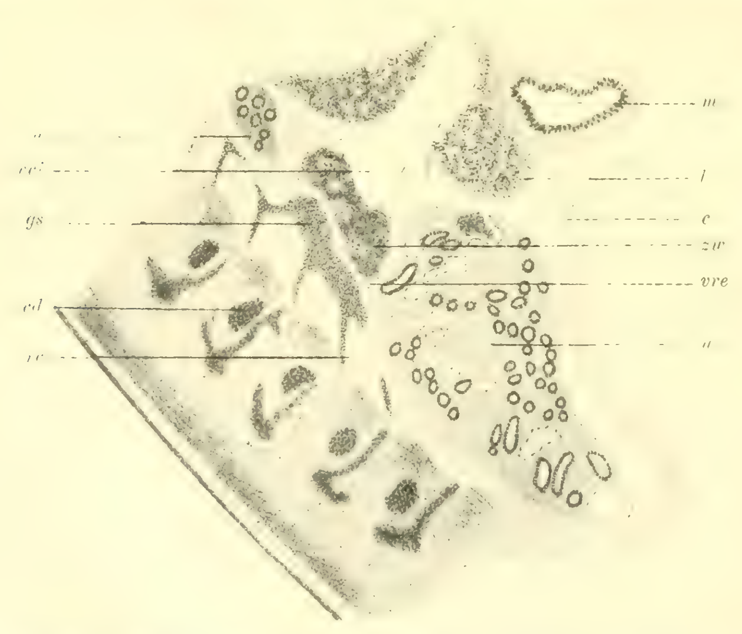


Fig. 354. Schnitt durch einen 10 mm langen Embryo von Lacerta muralis. Die gemeinsame Anlage der Plexusganglien und der phäochromen Substanz der Nebenniere (*gs*) liegt der Zwischenniere (*zw*) dicht an. *u* Urniere. *vci* Vena cava inferior. *cd* Chorda dorsalis. *rc* Ramus communicans. *vre* Vena renalis efferens. *c* Cölom. *l* Leber. *m* Magen. Nach Soulié (1903).

umfassende Arbeit ergänzt die etwas summarischen Angaben der anderen Beobachter durch genaue Maße und Zahlen. Bei 10 mm langen Lacertae murales, bei denen der MÜLLER'sche Gang schon erschienen ist, entsenden die ersten Lumbalganglien eine Anzahl (Fig. 354) — etwa 5 — zelliger Fortsätze, die sich in einer großen Zellenmasse (*gs*) unmittelbar dorsalwärts der Zwischennierenanlage (*zw*) verlieren. Immer bleiben sie zunächst von dieser durch eine Stützgewebelage (Fig. 333, p. 510), stellenweise durch Gefäße getrennt. In dieser nicht sehr scharf umgrenzten Gewebemasse, die sich ventralwärts der Aorta mit dem Paarling der anderen Körperseite zu vereinen strebt, haben wir die gemeinsame Anlage der großen Bauchgeflechte und der phäochromen Substanz zu erblicken, die sich dem Interrenalorgan als „Mark" zugesellt. Der übrige Abschnitt des phäochromen Systems, der sich nach C. K. HOFFMANN (1889), WIESEL (1902) und GIACOMINI (1902) weit im Sympathicus des Reptilienkörpers, im engen Anschlusse an die großen Gefäße bis zum Schwanzende der Urniere hin ausbreitet, ist in den Einzelheiten seiner Entstehung durchaus unerforscht. Auf diese Gebilde hatte schon LEYDIG (1853) und später besonders S. MAYER (1872) unter dem Namen „Kernnester" oder „Zellennester" aufmerksam gemacht. — Bei Emys ist es (vgl. Fig. 328, p. 504) keine kompakte Gewebemasse, sondern eher eine Vielzahl mehr isolierter, durch feine Nervenzweige oft deutlich verbundener Zellenhaufen, die sich zwischen Aorta und Zwischenniere einschieben und späterhin einmal die Teile des Bauchgeflechtes, zweitens die chrombraunen Bezirke der Nebenniere liefern.

BRAUN (1882) erwähnt beim erwachsenen Reptil Uebergangsformen zwischen Ganglienzellen und chrombraunen Elementen; seinen embryologischen Angaben zufolge hat er indessen lediglich den Uebergang der Sympathogonie in eine chrombraune Zelle wahrgenommen. Es muß mit den Mitteln neuerer Methodik nachgeprüft werden, ob hier im Reptilienstamme derartige direkte Zwischenstufen wirklich vorkommen, ehe man auf Grund solcher Einzeldaten die Grundanschauung verläßt (vgl. p. 400).

5. Vögel.

Bis vor kurzem, bis zu dem Erscheinen der Arbeit von KOSE (1902), war von dem chrombraunen System der Vögel überhaupt nur der Nebennierenteil bekannt und lediglich über ihn besitzen wir daher ontogenetische Untersuchungen. Schon REMAK (1757) leitete die Anlage von dem Kopfteile des „Geschlechtsnerven" ab. Abgesehen von den homogenetischen Ideen, die in der Folgezeit einige Autoren — v. BRUNN (1872), JANOSIK (1883, 1890), v. MIHALCOVICS (1885) und VALENTI (1889, 1893) — vertraten, sind der Hauptsache nach seine Angaben, in die moderne Terminologie übersetzt, noch heute aufrecht zu erhalten und durch H. RABL (1891), FUSARI (1890, 1893), C. K. HOFFMANN (1892) und SOULIÉ (1903) bestätigt worden. Nach H. RABL schwillt der REMAK'sche Geschlechtsnerv lateral von der Aorta zu einem zellenreichen Ganglion an, das breit der Zwischenniere anliegt (vgl. Fig. 340, p. 517) und sich mit Abzweigungen auf deren dorsale Seite erstreckt; aus diesen leitet er die Markstränge der Nebennieren ab. FUSARI (1893) sieht in den Zellenstreifen, die beim Hühnchen in der 78. Stunde der Bebrütung vom Grenzstrange zwischen Aorta und Kardinalvenen hineinwachsen, die vereinten Anlagen von Plexusganglien und phäochromen Gewebe (vgl. Fig. 355). Sie erreichen nach 90 Stunden die Zwischennieren und lagern sich ihnen am Ende

des vierten Tages dorsal und medial an. Soulié (1903) schließt sich diesen Angaben des italienischen Forschers nicht an; weder konnte er zu einem so frühen Zeitpunkte die Proliferation der Strangelemente noch die Vereinigung der beiden Anlagen feststellen. Erst nach dem Erscheinen des Müller'schen Ganges erblickt er sympathische Zellenhaufen, die sich zuweilen der Zwischenniere anlagern, besonders am distalen Ende. Endlich, bei Embryonen von 162 Stunden, macht sich



Fig. 355. Kombinierter Schnitt durch einen Embryo von Limosa aegocephala. Sympathogonien (*gs*) sind vom Grenzstrange ventralwärts zwischen Aorta (*a*) und Vena cava inferior (*vci*) gewachsen und nähern sich der Zwischennierenanlage (*zw*). *mes* Radix mesenterii. *k* Keimfalte. *u* Urniere. *vc* Vena cardinalis. *ch* Chorda. Nach C. K. Hoffmann (1892).

in den Sympathicusganglien, die sich dorsalwärts der Zwischenniere enger angeschmiegt hatten und in denen Soulié schon bei Embryonen von 135 Stunden die Anlage des Markes vermutete, eine Sonderung in Sympathoblasten und in Phäochromoblasten geltend. Bis zum neunten Tage aber bleiben die topographischen Verhältnisse beim Hühnchen gänzlich unverändert.

Bei den übrigen Vertretern der Vogelklasse, bei den Sumpfvögeln, die C. K. Hoffmann, und dem Wellensittich, den Soulié untersucht hat, besteht über die Grundfrage der Ableitung ebenfalls kein Zweifel. Die Anlage des phäochromen Nebennierenteiles erblickt Hoffmann in einer Gewebemasse, in die sich die sympathischen Bauchganglien lateralwärts fortsetzen (Fig. 356). Sie lagert sich dorsal und medial der Zwischenniere auf. Bei Melopsittacus ist die Bildungsweise der Markanlage nach Soulié durchaus der beim Hühnchen gleich. Bei Embryonen von 11—17 mm Länge berühren die beiden Anlagen einander.

Die Ansicht, die sich v. Brunn über die Entstehung der Markanlage aus dem Stützgewebe gebildet hat, ist aus dem Uebersehen der Verbindung mit dem Sym-

pathicus leicht zu erklären: die angegebene Lage an der Wand der Vena cardinalis läßt kaum einen Zweifel daran bestehen, daß er in der That eine Nebennierenanlage vor Augen hatte. Die Meinungen der Vertreter des homogenetischen Standpunktes sind bei der Histiogenese der Nebenniere zu behandeln.

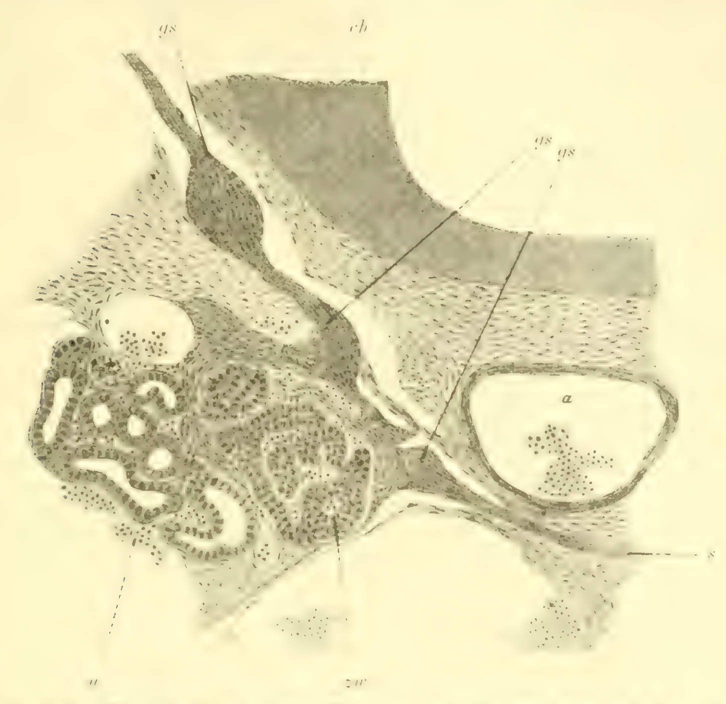


Fig. 356. Schnitt durch einen Embryo von Limosa aegocephala. Von den Sympathicusganglien (*gs*) erstreckt sich eine Zellenmasse lateralwärts zur Zwischenniere (*zw*) hin. Diese Zellen sind die Anlage der phäochromen Teile der Nebenniere. *a* Aorta. *s* Sympathicus. *u* Urniere. *ch* Chorda. Nach C. K. Hoffmann (1902).

Ueber den autonomen Anteil des chrombraunen Systems sind wir durch die Erfahrungen der letzten Jahre nur insofern unterrichtet, als der Zustand des ausgebildeten Organismus die Geschichte dieser Teile erschließen läßt. Das phäochrome System gliedert sich beim Vogel reichhaltiger denn bei dem Reptil: zu den phäochromen Einlagerungen in Ganglien oder Nerven des Hals-, Brust- und besonders des Bauchteiles des Sympathicus, die sich besonders zahlreich bei jungen Tieren (Krähe) finden (Kose 1904), zu den freien phäochromen Körperchen (H. Rabl 1891), die z. B. in den Wänden der abdominalen Gefäße (Kose 1902, 1904), am Hilus des Ovariums, in und unter der bindegewebigen Kapsel des Hodens, in den Restorganen der Urniere (Krähe), im Parenchym der Urniere (Krähe) vorkommen (Kose 1904), tritt hier als dritte Gebildeart die Carotisdrüse hinzu, die Kose (1902) als eine besonders reiche, mehr oder minder scharf umschriebene Anhäufung von Nerven und phäochromen Zellen definiert. Er betont, daß für die Vögel diese Bezeichnung nur die gewebliche Natur des Organes, nicht die topographische Beziehung zum Gefäße ausdrücken solle; denn einmal kennzeichnet nicht die Nachbarschaft zur Carotis ihre Lage, sondern die Beziehung zu einem in der Nähe der Thyreoidea gelegenen Epithelkörper und zweitens finden sich analoge Anhäufungen auch in dem nächsten, thoracalwärts gelegenen Epithelkörperchen sowie in der Nähe des Herzens zwischen den Vorhöfen und den großen Gefäßen. Auf Grund rein histiologischer Untersuchungen kann über die Stellung dieser Gebilde im System nicht geurteilt werden, zumal da Kose den Begriff der Phäochromie fast bis zur Unkenntlichkeit verwischt (vgl. 1904, p. 612). Erst die genaue Kenntnis der Entwickelung aller dieser Organe kann über ihre wahre Natur Aufschluß geben: in den bisher über diesen Gegenstand bekannt gewordenen Thatsachen (vgl. Maurer, Die Entwickelung des Darmsystems; dieses Handbuch, Bd. 2, T. 1, p. 152) findet die Anschauung von der Beteiligung des Sympathicus keine

Stütze, doch ist hierbei zu bemerken, daß in diesen Arbeiten ein Organ als Carotisdrüse bezeichnet wird, das als branchiogenes Epithelkörperchen zu betrachten, den gleichnamigen Gebilden von Kose jedoch nicht an die Seite zu stellen ist (vgl. Kohn 1900). — H. Rabl (1891) erwähnt direkte Uebergangsbilder von sympathischen Ganglienzellen zu „Markzellen" am distalen Ende der werdenden Nebenniere zum Beweise der Abstammung dieser Elemente vom Sympathicus. Es handelt sich aber eben nicht um „sympathische Ganglienzellen", sondern er leitet die chrombraunen Elemente solchen Formen ab, deren Kern eben nicht den Charakter eines Nervenzellenkerns besitzt, deren Plasma nicht die charakteristischen Fortsätze bildet: mithin durchbricht sein Fund nicht die Grundanschauung, daß direkte Uebergänge nicht vorkämen, sondern das regelmäßige Geschehen in einer divergenten Entwickelung einer Stammzellenart zu zwei verschiedenen Zelltypen zu erblicken sei. — Bemerkenswert ist der Fund von Lymphoidzellen täuschend ähnlichen, undifferenzierten Sympathogonien beim ausgebildeten Tier (Kose 1904, p. 615).

6. Säugetiere.

Lediglich für die Säugetiere besitzen wir embryologische Untersuchungen, die nicht in erster Linie den Nebennierenteil, sondern auch die übrigen Abschnitte des phäochromen Systems behandeln; diese Beobachtungen von Kohn (1903) sollen daher die Grundlage der Darstellung bilden.

Die erste Anlage der Zellen erscheint durchaus nicht gleichzeitig im ganzen Sympathicus, sondern zuerst im Bauchgeflecht, erst später an den übrigen Stellen. Dieser Plexus ist zwar schon bei 11,5 mm langen menschlichen Embryonen gut ausgeprägt, läßt aber selbst bei 14,5 mm Länge (Zuckerkandl 1901) noch keine histiologische Sonderung erkennen. Dagegen treten bei einer 19.5 mm langen Frucht (Kohn 1903) Phäochromoblasten in Form heller Zellengruppen auf, die sich nicht, wie die Sympathoblasten, zu kleinen dunklen, von Nerven umkreisten Haufen, sondern zu netzförmig verbundenen Strängen ordnen. Man trifft sie sowohl inmitten der paarigen Ganglienhaufen zu Seiten der Aorta, die von der Höhe der Zwischennierenmitte an schwanzwärts ziehen, als auch ganz besonders reichlich in der mächtigen, unpaaren Zellenmasse, zu der jene am Schwanzpol des Interrenalorgans verschmelzen. Die medianen Abschnitte wahren rostralwärts ihren Charakter als rein nervöse Zellengebiete, distalwärts bis zur Teilung der Aorta durchziehen die Vorstufen der chrombraunen Elemente in Strängen auch die Mittelpartie in überwiegendem Maße. Lateralwärts liegen nur noch längs der Ureteren kleine, aus beiden Zellenarten gemischte Knötchen. Von einem etwas älteren (24 mm langen) Embryo giebt die Fig. 357 eine halbschematische Darstellung der Phäochromblastenmasse nach einer Rekonstruktion aus einer Querschnittreihe:

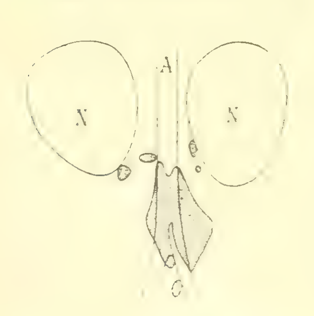


Fig. 357. Halbschematische Darstellung der sich entwickelnden Phäochromkörperchen von einem 24 mm langen menschlichen Embryo. A Aorta. N Zwischennieren. Nach Kohn (1903).

deutlich heben sich kleine, rostral- und lateralwärts gelegene Haufen von der weiter kaudalwärts reichenden, ungleich mächtigeren, unpaaren, medianen Zellenmasse ab, ihr Schwanzende wird wieder durch zwischenliegende Zellen von Sympathoblastencharakter in zwei Zipfel gespalten. Alsbald, bei 27 mm Länge, greift die Sonderung auch auf Brust-, Hals- und Beckenabschnitt des Grenzstranges über (Fig. 358). Zwischen den altbekannten Zellenbildern der nervösen Elemente erscheinen jetzt in

kurzen Abständen voneinander lichte, verschiedenartig begrenzte zellige Felder, die von großen, blassen, gleichmäßig aneinander gereihten Phäochromoblasten eingenommen werden (Fig. 359). Auch unterhalb des Zwerchfelles enthalten nunmehr alle Ganglien des schon fertigen Bauchgeflechtes derartige Einschlüsse. Abgesehen von diesem kleineren, unselbständigen Abschnitte des Systems, entfalten sich distalwärts von den

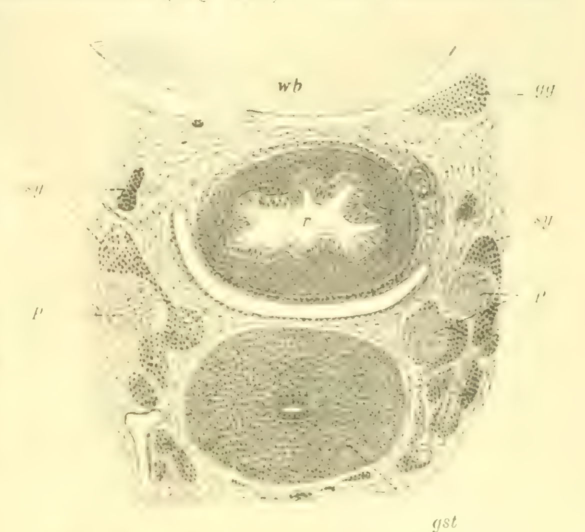


Fig. 358. Schnitt durch Rectum (*r*) und Genitalstrang (*gst*) eines menschlichen Embryo von 44 mm Länge. *gg* Grenzstrangganglion. In den sympathischen Ganglien (*sy*) sind beiderseits Anlagen von Phäochromkörperchen (*p*) zu sehen. *wb* Wirbelsäule. Nach Kohn (1903).

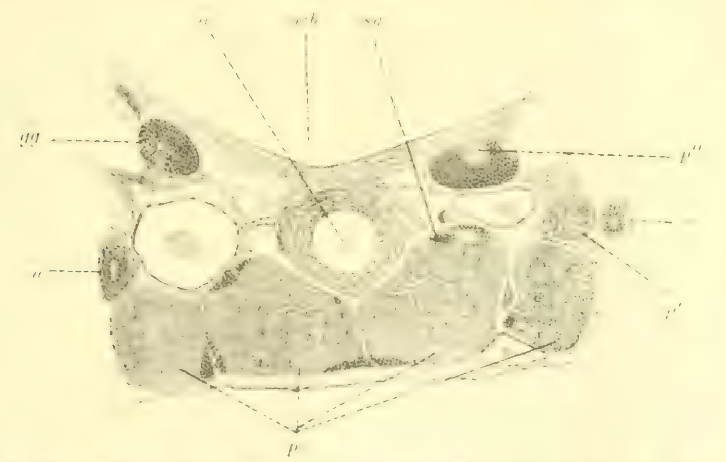


Fig. 359. Schnitt durch einen menschlichen Embryo von 44 mm Länge etwas kaudalwärts vom Nierenhilus. Anlage eines medianen und eines lateralen Paares von Phäochromkörperchen (*p*) ventral von der Aorta (*a*); ein kleinerer (*p'*) medial vom rechten Ureter (*u*). *p''* ein Feld von Phäochromoblasten in einem Ganglion. *gg* Grenzstrangganglion. *wb* Wirbelsäule. *sy* Sympathicuszellen. Nach Kohn (1903).

Zwischennieren bis zur Teilungsstelle der Aorta hinab in mächtiger Ausdehnung Anlagen junger chrombrauner Körperchen, die in der Rekonstruktion der Fig. 360 ihre Wiedergabe gefunden haben. Man kann schon jetzt und noch deutlicher bei etwas älteren, 44 mm langen Embryonen zwei Hauptzüge embryonalen chrombraunen Gewebes unterscheiden: den Grenzstrangzug, der längs der Wirbelsäule vom Halse bis zum Steiße reicht und im wesentlichen nur kleinere, phäochrome Massen umfaßt, und den Bauchgeflechtszug, der unter-

halb des Zwerchfelles beginnt, zwischen den Zwischennieren mit der Aorta schwanzwärts zieht und die mächtigen, bei weitem größten Komplexe chrombraunen Gewebes entwickelt. In ihm treten wiederum deutlich eine laterale Nebenreihe und eine mediale Hauptreihe hervor. Diese zieht teils paarig zu Seiten der Aorta, teils unpaarig, ventralwärts von ihr gelegen ununterbrochen bis zur Teilungsstelle hinab, bildet auf dieser Strecke die ansehnlichsten Körperchen aus und reicht von der medialen Fläche der Nebennieren bis zu den Ge-

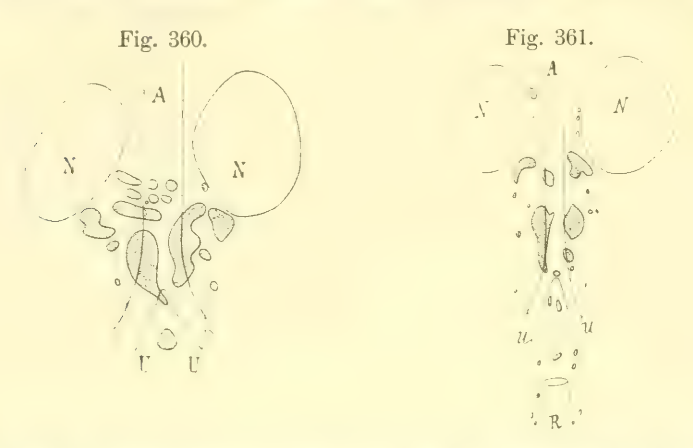


Fig. 360. Halbschematische Darstellung der sich entwickelnden Phäochromkörperchen eines 27 mm langen menschlichen Embryo. *A* Aorta. *N* Zwischenniere. *U* Ureteren. Nach Kohn (1903).

Fig. 361. Halbschematische Darstellung der embryonalen Phäochromkörper eines 50 mm langen menschlichen Embryo. *A* Aorta. *N* Zwischenniere. *U* Ureteren. *R* Rectum. Nach Kohn (1903).

schlechtsorganen ins Becken hinab — sie stellt eine vielfach unterbrochene Kette kleiner Gebilde dar und läßt sich in Form kleiner Knötchen bis zur Steißbeinspitze verfolgen; die laterale Nebenreihe reicht von der medialen Fläche der Nebenniere, wo sie ziemlich große Körper enthält, bis zu den Keimdrüsen herab, besteht aber an keiner Stelle aus einer zusammenhängenden Masse, sondern nur aus einer Kette größerer und kleiner Körperchen, die durch den fortlaufenden Zug der sympathischen Geflechte verbunden sind. Sie zieht an der medialen Seite der Nieren und längs der Ureteren entlang. So trifft man auf einem Schnitte oft drei oder vier große embryonale Phäochromkörperchen, bauchwärts der Aorta, nur spärlich mit Sympathogonien oder Sympathoblasten untermischt (Fig. 359, *sy*), ganz abgesehen von diffus zerstreuten Knötchen und den zahllosen kleinen Einschlüssen in den Ganglien des Sympathicus (Fig. 359 *p''*).

Die Grundzüge dieser Anordnung sind ohne weiteres bei den älteren Embryonen wieder zu erkennen (Fig. 361), indessen hält das Wachstum des Systems weder mit dem des Sympathicus noch mit der Länge des Embryo gleichen Schritt: so treten sie im Grenzstrangzuge hinter den nervösen Elementen an Menge zurück, so wird der Bauchgeflechtszug durchtrennt in einen rostralen Abschnitt, der die großen Knoten der lateralen Nebenreihe nebst kleineren Knötchen der medialen Hauptreihe umfaßt, und einen distalen Abschnitt, der umgekehrt kleine

Gebilde der lateralen Nebenreihe und die mächtigen Körper der medialen Hauptreihe enthält. Der proximale Komplex liegt in der Höhe der Zwischennieren-Nierengrenze, der distale an der Aortenteilung; beide sind durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt. Ferner erscheinen der Regel nach die mächtigen medialen Gebilde an keiner Stelle mehr unpaar, sondern paarig — eine Anordnung, die sie nunmehr für ihre gesamte weitere Existenz bewahren, ohne sich allerdings einer strengen Symmetrie zu fügen.

Die Fig. 362 giebt nach Bonnamour et Pinatelle (1902) eine Vorstellung von den Variationen in der Form dieser Organe, die Zuckerkandl (1901) als Nebenkörper des Sympathicus beschrieben hat.

So baut sich das phäochrome System des Neugeborenen aus den unselbständigen Einlagerungen chrombrauner Zellen in den Grenz-

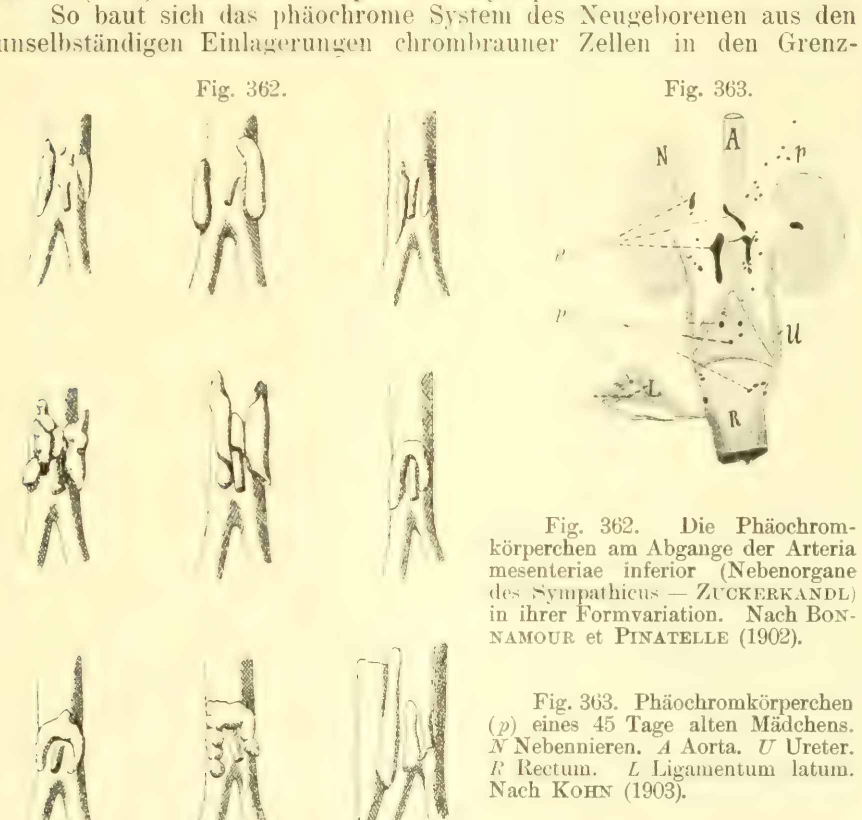


Fig. 362. Die Phäochromkörperchen am Abgange der Arteria mesenteriae inferior (Nebenorgane des Sympathicus — Zuckerkandl) in ihrer Formvariation. Nach Bonnamour et Pinatelle (1902).

Fig. 363. Phäochromkörperchen (*p*) eines 45 Tage alten Mädchens. *N* Nebennieren. *A* Aorta. *U* Ureter. *R* Rectum. *L* Ligamentum latum. Nach Kohn (1903).

strangganglien wie in den Plexusganglien auf, zweitens aus den selbständigen, freien Körperchen, sowohl denen am distalen Nebennierenpol, als besonders den Zuckerkandl'schen Phäochromkörperchen, die alle übrigen an Größe weit übertreffen, und endlich aus den kleinen Zellenhaufen, die zumal längs des gesamten Urogenitalsystems mit dem Sympathicus bis ins Becken hinabreichen. Besonders bemerkenswert sind von diesen die kleinen Gebilde im Ligamentum latum (Fig. 363), die oft in unmittelbarer Nachbarschaft von eben dort gelegenen Beizwischennieren angetroffen werden, und wohl häufig mit solchen verwechselt worden sind (Aschoff 1903).

In der Reihe der Phäochromkörperchen nimmt noch eines, das

bisher nicht erwähnt wurde, eine besondere Stellung ein: die Carotidendrüse. Ihre Entwickelung zeigt mancherlei Besonderheiten und soll deshalb im Zusammenhange dargestellt werden, und zwar im Anschluß an die umfängliche Arbeit von KOHN (1900), die den Gegenstand, auch historisch, erschöpfend behandelt[1]).

Die Vorstellung eines branchiogenen Ursprungs der Carotisdrüse (STIEDA 1881, FISCHELIS 1885, C. RABL 1886, de MEURON 1886, PRENANT 1894, MAURER 1888, 1899, 1899*) ist als überwunden zu betrachten. BORN (1883) bezweifelte, KASTSCHENKO (1887) bestritt die Richtigkeit dieser Anschauung und durch die Arbeiten von JACOBY (1896), PRENANT (1896), SIMON (1896), GROSCHUFF (1896), VERDUN (1898), FUSARI (1899) wurde nachgewiesen, daß das von den Autoren als Anlage der Carotidendrüse gedeutete Epithelderivat der dritten Kiemenfurche zu einem Epithelkörperchen, nicht aber zum Glomus caroticum wird.

KASTSCHENKO (1887), MARCHAND (1891), PALTAUF (1892), JACOBY (1896, 1897), VERDUN (1898), FUSARI (1899) und KOHN (1900) hatten Beobachtungen über die Genese bei Embryonen vom Menschen (MARCHAND, PALTAUF, FUSARI), Schwein (KASTSCHENKO, KOHN), Kaninchen (PALTAUF, KOHN), Katze (PALTAUF, FUSARI, KOHN), Kalb (PALTAUF), Ratte (KOHN), Meerschwein (KOHN) und Hund (KOHN) angestellt. Bei Schweinefrüchten von 14—15 mm (KASTSCHENKO), 16 mm (KOHN) Nackenlänge verdickt sich die Wand der Carotis interna zu einer cirkulären, mehrschichtigen, gefäßhaltigen Zellenscheide, an die vom Vagusganglion und Sympathicusganglion her Nerven herantreten. Diese Anschwellung wird, noch deutlicher bei etwas älteren Embryonen (25 mm größte Länge), von einer Anzahl von kleinen Gefäßchen durchsetzt, die durch Divertikel der Carotis mit dieser in Verbindung stehen: die Lichtung des Gefäßes ist gleichsam durch ein Netzwerk von Gefäßen ersetzt. An der ventralen Fläche der Carotis interna entwickelt sich das den anliegenden Ganglien entstammende zellenhaltige Nervengeflecht zu besonderer Mächtigkeit. Lateralwärts von diesem liegt ein Epithelkörperchen. Bei Embryonen von 44 mm tritt eine Sonderung unter den Zellen des sympathischen Geflechtes ein: die Mehrzahl wird offenbar größer, ihr Kern lichter und größer und sie ordnen sich in gewisser Regelmäßigkeit zu Ballen an; aus ihnen leitet KOHN die eigentliche Carotidendrüse ab. Bei älteren Embryonen (50—90 mm) nimmt die Zahl der Ballen zu, die einzelnen Gruppen sind scharf umgrenzt. Mit den Elementen der stark proliferierenden Gefäßwand haben sie keinen genetischen Zusammenhang. Bei einem 90 mm langen Embryo treten — noch nicht deutlich — die ersten Vorstufen einer Gelbfärbung durch Chromate auf — die Vorläufer der Chromreaktion, die wir seit STILLING's (1890) grundlegender Entdeckung als die charakteristischen Bestandteile der Carotidendrüse betrachten. Aus den Ermittelungen über die Entwickelung des Organs bei anderen Tieren ist hervorzuheben, daß bei der Ratte die Wandverdickung der Carotis interna und die geschilderte Anlage der Carotisdrüse nicht einmal in topographischer Beziehung zueinander stehen. KOHN faßt seine Ueberzeugung dahin zusammen, daß (p. 128), wie man im allgemeinen übereingekommen sei, in dem Carotislabyrinth (z. B. der Amphibien) kein Homologon der Carotis-

1) Ueber seine Befunde bei Echidna (1899) hat MAURER selbst in diesem Handbuche, Bd. 2, 1. Teil, p. 152 berichtet, so daß eine Wiederholung an dieser Stelle nicht notwendig erscheint.

drüse zu erblicken, auch eine Beteiligung des kavernös umgestalteten Partieen der Arterienwand als wesentliche Bestandteile am Aufbau der Carotisdrüse bei den höheren Tieren in Abrede gestellt werden muß.

MARCHAND's (1891) Ermittelungen beziehen sich wesentlich auf die topographischen und gröberen histiologischen Einzelheiten der Carotisdrüse älterer menschlicher Föten (von 4, 5, 6 Monaten). Sie stellt ein länglich-rundliches, von lockerem Stützgewebe umhülltes Knötchen zwischen der Carotis interna und externa, fast genau in der Verlängerung der Carotis communis, dar und besteht aus rundlichen, stellenweise epithelähnlich aussehenden Zellen, die an manchen Stellen schmale, etwas verzweigte Stränge bilden. Die innige Beziehung zu den Gefäßen ist schon auf dem jüngsten Stadium erkennbar. Später wird diese bei weitem auffallender, die Zellenhaufen werden mächtiger, die Lappung des Gebildes tritt bereits zu Tage. Beim 6-monatlichen Fötus hat sich sein Bau bereits sehr der bleibenden Form genähert.

Die feineren histiologischen Vorgänge bei der Differenzierung im gesamten chrombraunen System verlaufen beim Menschen in der Weise, daß sich zunächst nirgendwo im Sympathicus eine scharfe örtliche Abgrenzung zwischen den Vorstufen beider Zellenformen geltend macht (Fig. 364). Die Grenzzone zeigt immer gemischten Charakter und nur die Form und die Lagerungsweise der Elemente ist eine verschiedene. Die jungen phäochromen Zellen sind größer als ihre sympathischen Altersgenossen, ihre Kerne sind weniger chromatinreich, ihr Aussehen wird infolgedessen immer lichter und lichter; sie liegen dicht nebeneinander,

Fig. 364. Fig. 365.

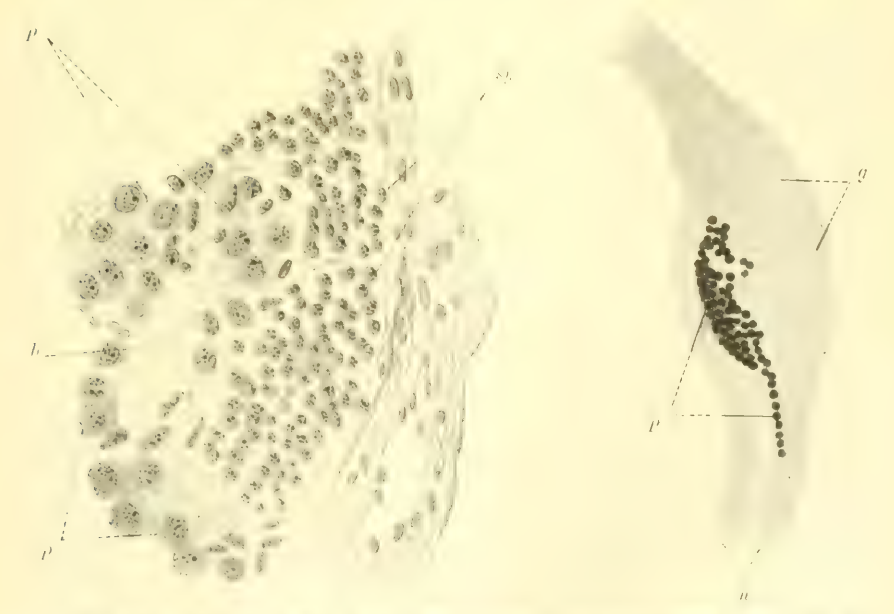


Fig. 364. Schnitt durch einen embryonalen Phäochromkörper eines 44 mm langen menschlichen Embryo. *p* Phäochromoblasten. *sy* Sympathicuszellen. *b* Blutgefäß. Nach KOHN (1903).

Fig. 365. Isolationspräparat aus dem Plexus aorticus abdominalis einer Katze. In einem Ganglion (*g*) eine Anzahl phäochromer Zellen (*p*), die sich in schmalen Zügen in den Nerven (*n*) hineinziehen. Nach KOHN (1903).

und werden nicht, wie die Sympathoblasten, von starken Nervenfaserbündeln als einzelne Zellen oder als kleinere oder größere Haufen isoliert. Wo sie sich in größerer Menge ansammeln, bilden sie erst netzartig verbundene Stränge (19,5 mm), später (24 mm) kompakte Körper, in denen das früher reichliche Zwischengewebe immer mehr zurücktritt. Dieses wird zum Träger des sehr stark ausgebildeten Gefäßnetzes, das gegenüber der Gefäßarmut der sympathischen Ganglien zu einem überaus charakteristischen Merkmale der Phäochromkörperchen wird. Der definitive Gewebecharakter ist bei 16 cm Länge bereits erreicht und hier ist auch schon die Chromreaktion aufs deutlichste ausgesprochen. Beim Neugeborenen sind wesentliche Veränderungen nicht nachzuweisen.

Bei den anderen Säugetieren, in deren Bauchsympathicus STILLING (1890, 1892, 1898) die Körperchen zuerst gefunden hat, läuft die Reifung des chrombraunen Gewebes viel schneller ab: bei Katzenfrüchten von 12 mm nimmt man die ersten Vorstufen wahr, bei Kaninchenembryonen von 16 mm ist sogar schon die Chromreaktion angedeutet. Die Einelheiten des Entwickelungsverlaufes bieten keine wesentlichen Abweichungen von dem beim Menschen dar, nur hängen bei einigen die mächtigen Gebilde an der Bauchaorta enger mit der Bildung der Nebennierenmarksubstanz zusammen (Kaninchen). Umfangreiche Beobachtungen hat KOHN (1903) an Kaninchen und Katzen angestellt, von den übrigen Säugern liegen nur vereinzelte beiläufige Mitteilungen (ROUD 1903, SOULIÉ 1903, MITSUKURI 1882) vor.

Auch hier lassen sich am Ende des Embryonallebens deutlich die in Form und Lage unbeständigen phäochromen Einlagerungen in Ganglien und Nerven, dort meist von gerundeter, hier oft von strang- oder spindelförmiger Gestalt (Fig. 365) und die selbständigen Phäochromkörper unterscheiden, die beim Menschen vorherrschend kugelige, bei den Tieren fadenähnliche Form zeigen.

Der Entwickelungsgang des phäochromen Systems ist mit der Geburt der Säuger durchaus nicht abgeschlossen, sondern erfährt auch postembryonal erhebliche und wichtige Umgestaltungen, die sich im wesentlichen als eine Rückbildung charakterisieren lassen. Allerdings scheint es sich nach den Mitteilungen von KOHN (1903) bei den Tieren nur um eine allerdings beträchtliche relative Größeneinbuße der Körperchen zu handeln. Beim Menschen hat ZUCKERKANDL (1901) bereits in seiner ersten Mitteilung festgestellt, und BONNAMOUR et PINATELLE (1902) haben es bestätigt, daß man Phäochromkörperchen, z. B. am Abgange der Arteria mesenterica inferior an der Bauchaorta bei Föten, neugeborenen und jungen Kindern (6 Jahre, BONNAMOUR et PINATELLE) regelmäßig antreffe, bei Erwachsenen sie aber ebenso regelmäßig vermisse. Dagegen scheinen nach den Angaben von WIESEL (1903) die phäochromen Einlagerungen der sympathischen Ganglien von diesem Schwunde nicht berührt zu werden, sondern sich bis ins Greisenalter zu erhalten.

Die Frage, ob direkte Uebergangsformen zwischen Ganglien- und Chromzellen vorkommen, hat PFAUNDLER (1892) für die erwachsene Katze, MITSUKURI (1882) und INABA (1891) für Kaninchen- und Rehembryonen im bejahenden Sinne beantwortet. PFAUNDLER's Angaben dürften durch HULTGREN und ANDERSSON (1899), die anderen durch die neuen embryologischen Erfahrungen hinreichend widerlegt sein, wenigstens was den allgemeinen Gang der Genese anlangt.

Die Erkenntnis der systematischen Zusammengehörigkeit sämtlicher phäochromer Gebilde mit Einschluß der Marksubstanz der Nebenniere hat auch für die Pathologie insofern Interesse gewonnen, als erstens bei Erkrankungen des Systems ein Teil durch Eintreten eines anderen funktionell ersetzt werden kann. Besonders wichtig ist diese

Erscheinung für den als ADDISON'sche Broncekrankheit bezeichneten Symptomenkomplex, den man neuerdings (WIESEL 1903) mit dem Ausfall der Funktion des phäochromen Gewebes in ursächlichen Zusammenhang bringt. — Zweitens lassen sich die von der Marksubstanz der Nebenniere ausgehenden Neubildungen gleichsetzen den Geschwülsten, die sich aus anderen Teilen des phäochromen Systems: der Carotisdrüse, den selbständigen chrombraunen Körperchen, entwickeln. Tumoren der Marksubstanz und der Glandula carotica sind seit langem bekannt und neuerdings hat STANGL (1902) eine vom ZUCKERKANDL'schen Nebenkörper des Sympathicus ausgegangene Neubildung beobachtet.

III. Die Nebenniere.

Die Vorgänge der weiteren Differenzierung sowohl im phäochromen System als in dem der Zwischenniere fallen bei den höheren Wirbeltieren zeitlich mit der Vereinigung bestimmter Anteile beider Gewebe zu einer neuen Einheit — zur Nebenniere — zusammen: die Entwickelungsgeschichte dieses Organes hat daher diese drei Erscheinungsreihen im Zusammenhange zu behandeln.

1. Amphibien.

Die Amphibien sind die niedersten Vertebraten, die sich über das Fischstadium — die getrennte Doppelreihe phäochromer und interrenaler Körperchen — erheben und durch Vereinigung von Zwischennierengewebe mit chrombraunen Zellen in einem und demselben Organe eine Nebenniere ausbilden. Ein gemeinsamer Charakterzug aller Amphibiennebennieren liegt in der Anordnung in Form eines Systems von Nebennierenkörperchen — nicht eines einheitlichen Organes — eines Systems, das allerdings unter Umständen (Anuren) nur sehr wenige Glieder und solche von ungemein verschiedener Größe umfassen kann. Von ausschlaggebender Bedeutung ist hier, wie stets, die Konfiguration des interrenalen Anteiles, dem sich das phäochrome Gewebe in allen Einzelheiten anpaßt. Verschieden sind in den drei Amphibienordnungen die feineren Details des Entwickelungsgeschehens und infolgedessen auch der Bautypus beim erwachsenen Tiere.

Gymnophionen.

Bei der Entwickelung der Cöcilierzwischennieren (s. p. 488) wurde geschildert, wie sich der rostrale Abschnitt des Systems durch Konkrescenz der Paarlinge und der Metameren in einen unpaaren, langgestreckten Körper verwandelt, während im distalen Teile die ursprüngliche, segmentale Ordnung der Körperchen unverändert fortbesteht. Diese Geschehnisse fallen in die Zeit vor der Verschmelzung der Nebennierenkomponenten miteinander (BRAUER 1902). So können sich denn die phäochromen Zellen, wenn sie die Zwischennierengegend auf ihrer Wanderung ventralwärts und medialwärts erreicht haben, jenem proximalen, großen Interrenalkörper — mag nun sein primär paariger Aufbau gänzlich (Fig. 366) oder halbwegs verwischt (Fig. 313), oder noch eben erkennbar (Fig. 367) sein — nur an seinem äußeren Umfange, sei es dorsal, sei es lateral (Fig. 313, 366) oder auch

ventral (Fig. 314, 367), anlagern. Auf diese Weise entsteht ein Gebilde, dessen Rinde sich nach unserer Begriffsumgrenzung (p. 444) aus „Markgewebe", dessen Mark sich aus Rindengewebe aufbaut:

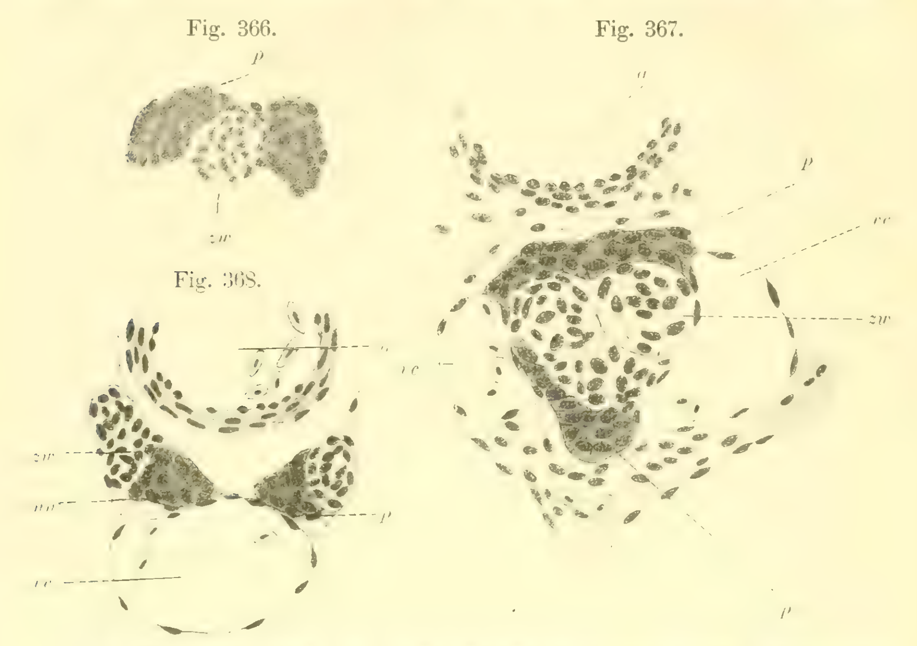


Fig. 366. Schnitt durch den kranialen Abschnitt der Nebenniere eines Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 40). *zw* Zwischennierenteil. *p* phäochromer Teil. Nach Brauer (1902).

Fig. 367. Schnitt durch den vorderen Teil der Nebenniere eines 33 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 41). *zw* Zwischennierengewebe (‚Rinde'). *p* phäochromes Gewebe (‚Mark'). *a* Aorta. *vc* Vena cardinalis. Nach Brauer (1902).

Fig. 368. Schnitt durch die Genitalregion eines 58 mm langen Embryo von Hypogeophis rostratus (Stad. 47). Jederseits zwischen Aorta (*a*) und Vene (*vc*) eine Nebenniere (*nn*) mit einem medialen Abschnitte (*p*), der aus phäochromen Zellen (‚Mark'), und einem lateralen Abschnitte (*zw*), der aus Zwischennierengewebe (‚Rinde') besteht.

besonders am vorderen Ende findet sich immer ein starker Markbelag. Im distalen Abschnitte, in dem die Zwischennierenhaufen nicht verschmelzen, wandert dagegen das chrombraune Gewebe hinab bis an die mediale Seite der lateralwärts ruhenden interrenalen Körperchen, so daß hier, in der Genitalregion, besonders regelmäßig jederseits eine kleine Nebenniere mit einem medialen phäochromen und einem lateralen Zwischennierenabschnitte gefunden wird (Fig. 368) (Brauer 1902), eine Formation, die in ihrer Gesamtheit den Namen eines Nebennierensystems vollauf verdient.

Dieses System erhält nun durch die histiogenetische Weiterbildung seine letzte Vollendung. Alsbald tritt in nicht näher untersuchter Weise die Chromreaktion, sowie die Anfüllung der interrenalen Elemente mit ihren lipoiden Einschlüssen ein, welch' letztere sich bei den gewöhnlichen Fixationsweisen durch eine Vakuolisation des Zellenleibes verrät.

Ob der zentrale Zerfall, durch den Semon (1891) die Lichtung der „Nebennierenschläuche" bei Ichthyophis sich entwickeln läßt, wirklich eine normale Ein-

richtung darstellt, ist zweifelhaft, da BRAUER (1902) bei Hypogeophis nie Hohlräume fand und nur solide Ballen von interrenalem Gewebe sah, die innig den Venen anliegen und von einer zarten kernhaltigen Hülle eingefaßt werden. Ebensowenig hat BRAUER (1902) SEMON's (1901) Angabe bestätigen können, daß venöse Gefäße zwischen die Nebennierenballen eintreten.

Urodelen und Anuren.

Die überaus mächtige Entwickelung eines venösen, sinuösen Gefäßnetzes verleiht der Nebenniere der Anuren und Urodelen ihr charakteristisches Gepräge. Die Epithelknötchen, die am Ende der Organogenese die Zwischenniere aufbauten, beginnen sich bei jungen Tieren von 14—15 mm Länge zu soliden, anastomosierenden Strängen umzugestalten und über zwei Drittel der ventralen Nierenfläche auszubreiten (SOULIÉ 1903). Die Maschen des Netzwerkes werden von den Venulae efferentes der Urniere ausgefüllt. Dorso-medialwärts von dieser beginnt die Entwickelung des phäochromen Anteiles (SRDINKO 1900): von hier aus dringen bei 11 mm langen Fröschen seine Elemente zwischen die Stränge des interrenalen Gewebes hinein, begleitet von sympathischen Ganglienzellen: bei 16 mm langen Fröschen ist die Nebenniere fertig. Die Zahl der chrombraunen Elemente nimmt nach STILLING (1898) rasch zu, man trifft neben den einzelnen, an den interrenalen Balken gelegenen Zellen und kleineren Haufen in der Venenwand selbständige Gruppen von chrombraunen Zellen, besonders im mittleren Teile des Organes, und zwischen ihnen besteht ein kontinuierlicher Zusammenhang durch die ganze Nebenniere hindurch.

SOULIÉ (1903) hat es zweifelhaft gelassen, ob überhaupt „Medullarelemente" sich am Aufbau der Froschnebennieren beteiligen. Der positive Ausfall der Chromreaktion bezeugt jedoch einwandsfrei die Thatsache ihrer Existenz. Die große Schwierigkeit aber, bei der Entwickelung die Anlagen des Sympathicus und die für die phäochromen Abschnitte bestimmten Partieen zu trennen, mag ohne weiteres zugestanden werden. — Die fettähnlichen Einschlüsse treten schon bei sehr jungen, etwa 15 mm langen Axolotllarven deutlich zu Tage. Wann und in welcher Weise die Chromreaktion auftritt, wie sich die Sonderung in die verschiedenen Zellenarten, die STILLING (1898), CIACCIO (1903), SOULIÉ (1903) in der Nebenniere unterschieden haben, vollzieht, ob ferner wirklich, wie SRDINKO (1903) angiebt, Uebergangsformen zwischen phäochromen und Ganglienzellen vorkommen, endlich über die feineren Entwickelungsvorgänge bei den Urodelen ist aus der Litteratur nichts bekannt.

Die Histiologie muß, soweit dies angeht, hier die fehlenden embryologischen Kenntnisse ersetzen: besonders mit Hilfe der mustergiltigen Schilderung, die GIACOMINI (1902) vom Bau der Nebenniere der Amphibien geliefert hat, kann man sich ein Bild von dem Wege machen, den die Systeme bei ihrer Weiterentwickelung einschlagen. So erhält man von den an die Organogenese sich anschließenden morphogenetischen Schicksalen der Zwischenniere einerseits, des phäochromen Systems andererseits etwa folgendes Bild.

Bei den Schwanzlurchen können sich Zwischennierenläppchen im ganzen Rumpfe erhalten; wenn dies praktisch auch nicht bei allen Species (vgl. p. 494, Axolotl) der Fall ist, so geschieht dies regelmäßig und im größten Umfange im Bereiche der Beckenniere. Die Läppchen bleiben gewöhnlich gesondert und verschmelzen nicht, oder wenigstens nicht in größerer Ausdehnung miteinander. Im ganzen Rumpfe können sich demnach vom phäochromen Systeme her Elemente den interrenalen zuordnen, — so entsteht eine Reihe von Nebennierchen, die bald mehr punktförmige Gestalt, wie bei Proteus anguineus, bald mehr die Form von schmalen Querbändern zeigen, wie z. B. sehr deutlich bei Megalobatrachus maximus SCHLEG. Bei den Anuren scheinen die Zwischennierenkörperchen, wenn sie überhaupt in demselben Maßstabe angelegt werden, sei es durch Rückbildung, sei es durch Umlagerung, fast gänzlich in dem entsprechenden kranialen Abschnitte zu verschwinden — nur im Ganglion coeliacum fand GIACOMINI (1902, p. 44) ein Läppchen — um sich lediglich in dem Bereiche der Niere zu erhalten. Hier verschmelzen sie miteinander sekundär zu einem in der Regel einheitlichen Substanzstreifen. Es bildet sich demgemäß Nebennierengewebe in der Regel auch nur in diesem letzten Körperabschnitte, und es kommt hier ein einheitliches Organ — eine Nebenniere — zu stande, wie

diese dann auch trotz der mannigfachen Lage und Formvariationen, die Srdinko (1898), auf Taf. I, Fig. 1 seiner Arbeit über den Bau der Nebenniere bei Amphibien durch instruktive Abbildungen erläutert hat, ihren Charakter als einheitliches Gebilde nicht zu verleugnen vermag. Diese Differenz zwischen der Urodelen- und Anurennebenniere hielt schon Rathke (1839) für bedeutsam genug, um sie in der Darstellung der Entstehungsgeschichte der Nebenniere bei der Natter nachdrücklich zu betonen.

Diesem morphologischen Unterschiede reiht sich noch ein histiologischer an, der neuerdings von Grynfeltt (1904) wieder betont wurde und ebenfalls Rückschlüsse auf die uns unbekannten Entwickelungsprozesse erlaubt. Bei den Urodelen bleiben in der Gegend kranialwärts von der Geschlechtsniere und im Bereiche dieses Organes selbst sowohl die Hauptmasse des phäochromen Gewebes entweder untermischt mit den faserigen oder zelligen Bestandteilen des Sympathicus oder in der Form reiner phäochromer Körperchen, als auch die Hauptmasse des Zwischennierensystems selbständig, wenn sie sich auch hier und da zu kleinen Nebennierenabschnitten zusammenfügen (Fig. 369). Nur in dem Beckennierenabschnitte vereinen sich beide Systeme aufs innigste miteinander, aber hier bleibt die Zahl der chrombraunen Elemente weit hinter der in den übrigen Teilen des Systems zurück: nur einzelne Zellen lagern sich dem Zwischennierenbalken an, nur hin und wieder kommen umfangreichere Haufen oder stärkere Stränge zu Gesicht. Auch in dieser Region kommen außerhalb der Nebenniere noch phäochrome Einschlüsse, z. B. in Ganglien und Nerven vor. Bei den Anuren aber gesellt sich der Zwischenniere eine bedeutend beträchtlichere Menge chrombraunen Gewebes zu und bildet nahezu ein Netz von oft einzeiligen, häufig unterbrochenen Strängen, die größere Körperchen oder Nester gleichartiger Zellen miteinander verbinden und sich zwischen den Strängen des Interrenalorgans hindurchwinden. Auch bei ihnen aber bleibt ein großer Teil des Systems unabhängig von diesem, verharrt im Anschlusse an den Sympathicus oder macht sich selbständig, vor allem naturgemäß auch in dem Körperabschnitte, in dem sich keine Zwischenniere findet. Diese nicht geringen Unterschiede in Anordnung und Struktur des ausgebildeten Systems bedürfen dringend der näheren Erläuterung durch embryologische Untersuchungen.



Fig. 369. Schnitt durch die Gegend der Geschlechtsniere von Salamandra maculosa. *v* Vene. *cu* Urnierenkanälchen. *zw* Zwischennierenballen. *p* phäochrome Zellen. *s* Sympathicusfasern. *g* Ganglienzellen. Nach Giacomini (1902).

Wie in der Morphologie der Zwischenniere als solcher, so führt die Amphibienklasse in den drei Etappen:

enges Nebeneinander phäochromer und interrenaler Elemente — Gymnophionen;

enges Nebeneinander phäochromer und interrenaler Elemente im vorderen Abschnitte, Durcheinander phäochromer und interrenaler Elemente im hinteren Abschnitte — Urodelen;

Durcheinander phäochromer und interrenaler Elemente — Anuren,

von dem Wege, den die Morphogenie der Nebennierensysteme bei den Anamniern wandelt, geradezu auf den Weg, den sie bei den Amnioten hinfort einschlagen wird, von der dauernden vollkommenen Trennung zu der immer innigeren Verbindung der beiden Zellarten.

2. Reptilien.

Die ersten Umgestaltungen, die die Nebennierensysteme der Reptilien aus dem Fischstadium, in dem wir sie verlassen hatten (p. 498 und 540), in die Dauerform überführen, betreffen das Interrenalorgan: aus den kleinen, intensiv färbbaren Zellenhaufen der 9 mm langen Lacerta muralis bilden sich (nach Soulié 1903) strangförmige Zellenreihen, das ehedem kompakte Gewebe wird von einer großen Anzahl von Capillaren zerklüftet. Der Zwischenniere nähern sich von dorsalwärts her bis zur Berührung die sympathischen Zellenmassen, in denen bei 12 mm langen Tieren eine Sonderung in Sympathoblasten und Phäochromoblasten noch nicht zu verzeichnen ist; bei 15 mm unterscheiden sich indessen deutlich jene als blassere, von diesen, den stärker färbbaren Elementen. Die Bindegewebsplatte, die ehedem beide Komponenten der Nebenniere schied, schwindet (Fig. 370), und zwischen die Stränge des Interrenalorgans, die sich durch die Entwickelung von Stützgewebebälkchen in Läppchen geordnet haben, schieben sich kleine

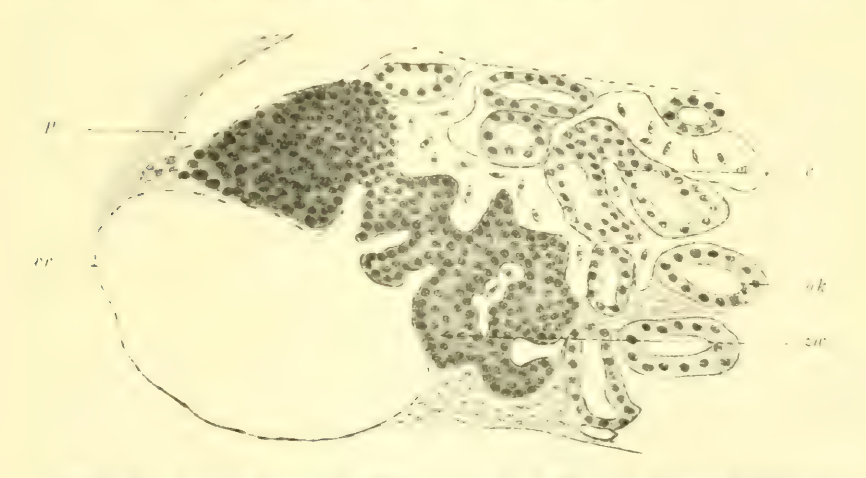


Fig. 370. Schnitt durch die Nebenniere eines 20 mm langen Embryos von Lacerta muralis. *zw* Zwischennierengewebe (‚Rinde‘). *p* phäochromes Gewebe (‚Mark‘). *vr* Venula renalis. *uk* Urnierenkanälchen. *c* Capillare. Nach Soulié (1903).

Phäochromhaufen ein. Bei älteren Tieren (20 mm) wird die Lappung immer ausgesprochener, der Unterschied zwischen den mannigfach gestalteten — polyedrischen, multipolaren — Sympathicuselementen und den rundlichen Jugendformen der chrombraunen Elemente immer deutlicher. Die Grenze zwischen phäochromem Gewebe und Interrenalorgan ist indessen nur bei starker Vergrößerung sichtbar.

Die Schilderung Soulié's (1903), die der Darstellung zu grunde liegt, daß sich nämlich bei der Eidechse ausschließlich „Markgewebe und Rindengewebe nebeneinander lagern“ (mais on n'observe jamais le melange des deux variétés de cellules [1903,

p. 66]), stimmt mit den Thatsachen nicht ganz überein. Schon aus den Befunden am ausgebildeten Saurier (Vincent 1898*) ist zu erschließen, daß dennoch, vielleicht auf späteren Entwickelungsstadien, phäochrome Elemente zwischen die Ballen und Stränge des Interrenalorgans hineindringen (Hoffmann 1889), wenn auch bei weitem die Hauptmasse dorsalwärts liegen bleibt. Bei den Schlangen erreicht die Durchmischung schon einen beträchtlichen Grad (Fig. 275) (vergl. auch die gleichlautende Angabe von Giacomini über Tropidonotus [1902, p. 65]), um sich bei den Hydrosauriern zu einer überaus innigen, strangförmigen Durchflechtung zu steigern, die der bei den Vögeln verwirklichten wenig nachgiebt (Fig. 274). – Leider fehlen genaue Angaben über die histiogenetische Differenzierung besonders des Zwischennierenabschnittes. — Nach Braun (1882) besteht noch zwischen den Sympathicusmassen und anderen bereits chrombraunen Elementen ein Zusammenhang, und die mehr oder weniger vollkommene Sonderung erfolgt erst später. Nach Soulié (1903) trennen sich die Entwickelungswege der beiden Zellenformen des Sympathicus bereits frühzeitig endgiltig voneinander; die Phäochromoblasten durchlaufen nie ein Stadium, in dem sie jungen Sympathicusnervenzellen ähneln. C. K. Hoffmann (1889) hatte dagegen alle Zwischenformen nachweisen zu können geglaubt. Die Entscheidung dieser Fragen muß künftigen Untersuchungen überlassen bleiben.

Das quantitative Verhältnis des nicht in die Nebenniere eingehenden oder des autonomen Abschnittes zu dem Nebennierenteile des phäochromen Systems hat sich im Vergleich mit dem Amphibium im allgemeinen, insbesondere selbst den Anuren gegenüber zu Ungunsten des selbständigen Anteiles verschoben. Es sind in der Regel doch nur winzige Gebilde, die ihn in ihrer Gesamtheit aufbauen. Ob dementsprechend lebenslänglich auch selbständige Partieen des Zwischennierensystems — Beizwischennieren — bei Reptilien vorkommen, ist noch eine offene Frage: während der Entwickelungsperiode kommen bei Emys jedenfalls derartige accessorische Gebilde zur Beobachtung (s. p. 507). Daß es unter Umständen auch hier zur Bildung eines Nebennierensystems kommen kann, beweisen die Erfahrungen Pettit's (1896) an Testudo mauretanica (s. p. 507).

Nur der Vollständigkeit halber ist zu erwähnen, daß von Mihalcovics (1885) für Lacerta eine monistische Auffassung der Reptiliennebenniere vertreten hat. Abgesehen von der durch sichere Befunde darzuthuenden Unhaltbarkeit einer homogenetischen Bildungsart, fehlen auch in seiner Darstellung die Angaben über eine etwaige Differenzierung in die beiden Zellenformen völlig.

3. Vögel.

Die Morphogenese der Nebenniere ist bei den Vögeln nur sehr lückenhaft bekannt; in noch höherem Grade gilt dies für die histiogenetische Metamorphose der beiden Gewebearten.

Die erste Berührung des Interrenalsystems und der sympathischen Elemente, der Ahnen des phäochromen Nebennierenanteiles, fällt beim Hühnchen wie beim Sittich bereits auf das Ende des 4. Bruttages [Hühnchen 90 Stunden (Fusari 1893, 5. Tag Minervini 1904): 94 Stunden Wellensittich von 5,5 cm (Soulié 1903], und macht sich besonders gegen das Schwanzende hin bemerkbar. Die Sympathogonien lagern sich den Zwischennierenhaufen dorsal- und medialwärts an. Damit ist ein Stadium erreicht, das in einem wesentlichen Zuge, dem Nebeneinander der beiden Gewebsarten, für die Lepidosauriernebenniere im ausgebildeten Zustande charakteristisch ist. Nur sind es hier nicht die ausgebildeten Elemente, sondern die unfertigen embryonalen Zellen, die eine ähnliche Anordnung einnehmen.

Ueber die Zeit wie über die Art des Eindringens der dem Sympathicus entstammenden Elemente in die Zwischenniere, die sich indessen zu je einem Knötchenhaufen rechts und links der Medianebene

umgestaltet hat (Hühnchen 107 Stunden, Wellensittich 6,5 mm SOULIÉ 1903), gehen die Angaben der Autoren etwas auseinander. Die einen lassen eine beträchtliche Zeitspanne vergehen, während der beide Gewebe zwar in innigster Nachbarschaft nebeneinander ruhen, ohne daß indessen eine intime Vereinigung miteinander zu stande käme. Dieser Zustand soll bis zum 7. Bruttage beim Hühnchen, bis zur Embryolänge von 15 mm bei Melopsittacus (SOULIÉ 1903) erhalten bleiben. Dann erst trennen sich von den Sympathicusmassen Zellenzüge und Gruppen ab, die sich von der Peripherie her in die Zwischenniere einschieben — ein Vorgang, den FUSARI (1893) ohne einen so langen Zwischenraum sich sogleich an die Berührung der beiden Anlagesubstanzen anschließen läßt (96 Stunden Hühnchen). In beiden Fällen entstehen im weiteren Verlaufe der Entwickelung aus ihnen in einer ohne weiteres leicht verständlichen Weise die Zwischen- und die Hauptstränge der Vogelnebenniere (Fig. 371). Daß thatsächlich der Einwuchsprozeß bei 8 Tage alten Embryonen des Hühnchens sich besonders lebhaft gestalten muß, geht auch aus VALENTI's (1889) Befunden hervor, der den Vorgang vermerkt, ohne mit der Deutung als „Markanlage" übereinzustimmen.



Fig. 371. Schnitt durch die Nebenniere eines 26 mm langen Embryos von Melopsittacus undulatus. *p* phäochromes Gewebe („Mark") oder Zwischenstränge. *zw* Zwischennierengewebe („Rinde") oder Hauptstränge. *g* Ganglienzellen. *c* Capillare. *eo* Epoophoron. Nach SOULIÉ (1903).

Die Darstellung von C. K. HOFFMANN (1892) läßt nicht deutlich erkennen, ob auch bei den Sumpfvögeln eine so lange Pause zu beobachten ist, ehe sich die Sympathicusmasse zur Bildung der phäochromen Substanz anschickt; jedenfalls setzt er den Eintritt der Berührung in den Entwickelungsabschnitt kurz nach dem Auftreten des MÜLLERschen Ganges, die Sonderung in den nervösen Zellenhaufen in eine Zeit, da jener fast vollkommen fertig gebildet ist. Der mediale Abschnitt dieser Massen wahrt gänzlich den Sympathoblastencharakter seiner Elemente, geht aber nach ventralwärts und lateralwärts in der Richtung auf das Interrenalorgan hin allmählich in ein Gewebe über, das aus viel kleinkernigeren, plasmaarmen, nur schwach färbbaren Elementen und zwischen diesen aus einem feinen Netzwerke, sei es von Nerven, sei es von Stützgewebsfasern besteht (HOFFMANN 1902): die Anlage der phäochromen Substanz. Dieser allmähliche Uebergang ist noch an jungen, 3—4 Tage alten Sumpfvögeln gut zu sehen. Die

dem Sympathicus entstammenden Zellen zeichnen sich durch den Gehalt an gelbbraunen Pigmentkörnchen im Plasma aus[1]).

Minervini (1904) findet bei 16 Tage alten Taubenembryonen zwei kleine Blutgefäßglomeruli im Parenchym des Organs nahe seinem inneren Rande. Nach seinen Abbildungen und Beschreibungen der gleichen Befunde bei Säugetieren (s. w. u.) ist es nicht unwahrscheinlich, daß es sich um schlecht fixierte und nicht richtig gedeutete Sympathogonienhaufen handeln mag.

Die Zwischenniere hat sich gleichzeitig allmählich aus den Einzelknötchen in eine durch eine Stützgewebekapsel (Hühnchen 135 Stunden, Soulié; 8. Tag Minervini 1904) wohlabgegrenztes und durch interstitielles Gewebe (11.—13. Tag, Minervini 1904) gegliedertes Strangnetz umgestaltet: die kubischen Zellen sind streng zu zwei- oder mehrzeiligen Balken geordnet; sie enthalten einen stark färbbaren Kern und äußerst zahlreiche Granulationen (Hoffmann 1902). Mit dem körnchenhaltigen Zellende (pôle fonctionel) berühren die Elemente einander, das kernführende (pôle vasculaire, Soulié 1903) legt sich unmittelbar dem Endothel der Gefäße an, die die Lücken des Doppelnetzes der Nebenniere durchziehen. Loisel (1904) beschreibt und zeichnet schon einige Tage nach dem ersten Auftreten der Anlage beim Hühnchen reichlich Fett, d. h. Osmiumtetroxyd reducierende Substanz in den Zellen der Zwischenniere, deren Menge mit dem Alter zunimmt (Minervini (1904).

Die Histogenese des chrombraunen Gewebes ist bis zum Ausschlüpfen des Vogels durchaus noch nicht bis zum Abschlusse gediehen: es finden sich nämlich nach Kose (1904) bei manchen Vögeln (Huhn, Krähe) in den Nebennieren sowohl als auch in den sympathischen Geflechten neben den völlig ausgereiften Endformen, den sympathischen Ganglienzellen und den Phäochromocyten, Zellen, die sich nach der Beschreibung von Kose (p. 614) nicht anders deuten lassen, denn als Sympathogonien, Sympathoblasten und Phäochromoblasten. Diese Herde sind als Quellen einer physiologischen Regeneration bedeutungsvoll. Bemerkenswerth ist die überaus große Aehnlichkeit der Sympathicusmutterzellen mit den Elementen des lymphoiden Gewebes, die Kose in mehreren Fällen eine sichere Entscheidung über die Natur des vorliegenden Zellenhaufens nicht gestattete.

Das syntopische Bild ändert sich in der Folge nicht unwesentlich: erstens infolge des Wachstums, zweitens infolge der Umlagerungen und Rückbildungen sowohl der Nebenniere selbst als der Organe der Umgebung. Ehedem entsprach die Zwischenniere nach ihrer Ablösung vom Cölomepithel dem proximalen Ende der Urniere und lag zwischen deren medialer Fläche und der Aortawand, eng an die Venenstämmchen angeschlossen, dorsomedial- und etwas proximalwärts von der Keimdrüsenanlage. Die Sympathicushaufen drängen sie von der Aortawand ab, von kaudalwärts her schiebt sich allmählich die Nachniere heran, um später dorsal von der Urniere kopfwärts zu wachsen; ihr lagert sich das Schwanzende des Organs medial an. Der Mesonephros wird nach ventralwärts verdrängt, die Nebenniere behält ihre Lage bei, nähert sich jedoch der Keimdrüse. Diese wandert auf die ventrale Urnierenfläche über und trennt sich so auf eine recht beträchtliche

1) Ob es sich hier um Pigment oder phäochrome Substanz handelt, ist bei dem Mangel genauerer Angaben über die Art der Behandlung nicht ersichtlich; wahrscheinlich ist das letztere, denn bei Anwendung Kleinenberg'scher Flüssigkeit trat Vakuolisation an ihre Stelle.

Entfernung von der Nebenniere. Beginnt sich nunmehr der Mesonephros zurückzubilden und mehr und mehr zu einem Anhangsgebilde des Geschlechtsorgans zu werden, so ist die endgiltige Syntopie in den Hauptzügen erreicht. Die Nebennieren liegen dann etwas medialwärts am Kopfende der Niere, dorsal von der Keimdrüse zu beiden Seiten der Aorta, von der sie die Ganglien des Sonnengeflechtes trennen. Diese Lageverschiebungen werden einigermaßen übereinstimmend von HOFFMANN (1892) und SOULIÉ (1903) geschildert. Der französische Autor fügt genaue Zeitangaben über das Wachstum des Organes hinzu. Gleichzeitig (11. Tag MINERVINI 1904) geht es aus der strangförmig länglichen Gestalt in eine mehr rundliche ovale Form über.

Eingehenden histiogenetischen Untersuchungen muß die Lösung der Frage vorbehalten bleiben, ob unmittelbare Uebergangsformen zwischen den Sympathoblasten und den Phäochromoblasten in der That, sei es ontogenetisch, sei es gar im ausgebildeten Organismus, vorkommen. Ferner die Frage, ob wirklich Interrenalorgan und Sympathicus so lange ruhig nebeneinander liegen bleiben ohne sich zu vereinen, endlich ob die frühzeitig einwachsenden Elemente nur die Anlage des im strengen Sinne nervösenApparates darstellen, oder ob auch sie sich später zu phäochromen Elementen umbilden können. Der phylogenetischen Spekulation kommt die Vorstellung des langen Verharrens auf der der Reptilienorganisation entsprechenden Bildungsstufe nicht unwirksam zu Hilfe.

Bei der Schilderung des Werdeganges der Zwischenniere (p. 523) war schon darauf hingewiesen worden, daß der später in die Nebennieren eingehende Anteil des Systems nicht der Gesamtheit der ursprünglich angelegten Knospen entspricht. Außer den embryologischen Erfahrungen und Deutungen besonders von VALENTI (1899) sind aber accessorische Zwischennierenkörperchen von den Vögeln nicht bekannt geworden. Allerdings steht eine systematische, speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung noch aus. Die jüngst (1904) von KOSE gefundenen echten accessorischen Nebennieren (s. p. 452) müssen nicht unbedingt auf Erhaltung von interrenalen Knospen bezogen werden, sondern können sich auch später vom Hauptorgan abgetrennt haben.

Bei keiner anderen von den bisher betrachteten Wirbeltierklassen ist die Zahl der Beobachter, die sich für die homogenetische Bildungsweise der Nebenniere ausgesprochen haben (REMAK 1857, JANOŠIK 1883, v. MIHALCOVICS 1885, VALENTI 1889, MINERVINI 1904), eine so bedeutende gewesen, wie bei den Vögeln, bei keiner anderen war aber auch das Gefühl der Unsicherheit über diesen Punkt gleich groß: besonders leicht könne man beim Hühnchen — schreibt einer von ihnen (JANOŠIK 1890, p. 8) — zu der Vermutung gelangen, daß sich das Nervensystem an der Anlage des Organs beteilige. Die alte Anschauung von REMAK (1857), daß die Nebenniere insgesamt ein Produkt des Sympathicus darstelle, ist durch die Thatsachen überholt und auf ihr richtiges Maß eingeschränkt worden. Ebenso aber auch das entgegengesetzte Extrem, das homogenetisch das Organ aus der epithelialen Anlage herleitete. Im Grunde geben die Vertreter der Homogenese zwar alle, mit Ausnahme von MINERVINI (1904), der sich indessen sichtlich auf recht unvollkommene Beobachtungen stützt, zu, daß sich der Sympathicus am Aufbau beteilige, nur leiten sie nicht die phäochromen Zellen, sondern lediglich die sympathischen Ganglien und die Nervenfasern von den Strängen ab, die sie einwuchern sehen — und es muß anerkannt werden, daß ein Teil des einwachsenden Gewebes in der That immer rein nervösen Charakter beibehält.

Die digenetische Vorstellung v. BRUNN's (1872), der beide Komponenten, Zwischenniere wie phäochrome Zellstränge, aus zwei differenten Wucherungscentren des Stützgewebes ableitet, erweist sich auf den ersten Blick als eine durch die unvollkommene Methode und durch eine unvollständige Untersuchungsreihe bedingte Mißdeutung älterer Stadien als „erste Anlage“.

4. Säugetiere.

Die Entstehung der Nebenniere bei den Säugetieren ist naturgemäß bei weitem am häufigsten untersucht worden und daher am genauesten bekannt, die letzten Fragen sind indessen doch erst in jüngster Zeit besonders durch die Arbeiten von WIESEL (1902), KOHN (1903) und SOULIÉ (1903) geklärt worden. Da gute und zuverlässige

Angaben über die Entwickelung beim menschlichen Embryo vorliegen, so sollen diese zuerst ausführlich geschildert und im Anschluß dann das Abweichende der Genese bei den übrigen Säugern behandelt werden. Das Schicksal des autonomen Teiles der Zwischenniere bilde den Schluß der Darstellung.

Beim Säugetiere gesellen sich zu den beiden uralten cytogenetischen Entwickelungsvorgängen, der Umwandlung der embryonalen indifferenten Zwischennierenzelle in das fertige lipoiderfüllte Element und der Ausbildung der Sympathogonie über das Mittelstadium des Phäochromoblasten zur phäochromen Zelle, zwei neue morphogenetische Erscheinungsreihen hinzu. Die erste gliedert durch Auftreten der Glomerulosa-, Fasciculata- und Reticularisformation das ursprünglich durchweg gleichförmig gebaute Interrenalorgan in die dreigeschichtete Nebennierenrinde; die zweite sammelt einen namhaften Teil des ehedem außerhalb der Zwischennierenkapsel gelagerten phäochromen Gewebes im Centrum des Organes und führt zur Bildung der Marksubstanz der Nebenniere.

Diese vier voneinander nahezu unabhängigen Phänomene wirren sich in ihren Einzelphasen derart durcheinander, daß eine Scheidung des Werdeganges in einzelne Entwickelungsperioden gekünstelt und dazu unübersichtlich werden muß. Die Darstellung schmiegt sich daher besser dem natürlichen Flusse der Ergebnisse an: nur Beginn und Ende der einzelnen Entwickelungsabschnitte sollen durch besondere Betonung hervorgehoben werden.

Zu Ende der Organogenese (p. 529) bildete die Zwischenniere einen unscharf begrenzten Haufen ziemlich indifferenter Zellen. Die Veränderungen bis zur Vereinigung mit dem sympathischen Organteile sind nicht eben sehr eingreifend. Nur die Abgrenzung gegen die Umgebung wird schärfer: einmal ordnet sich das Stützgewebe der Umgebung in konzentrischer Schichtung um das Interrenalorgan an und bildet so eine schmale zarte Kapselanlage (12,5 mm, Wiesel 1902), die bei 9 mm Länge noch vollkommen fehlte; zweitens prägt sich der Charakter der rundlichen, hie und da polyedrischen Zellen deutlicher aus. Sie liegen mit ihrem schwach gekörnten Leibe und ihrem großen, bläschenförmigen Kerne zwischen Gefäßen und spärlichem Bindegewebe dicht nebeneinander, zunächst allerdings noch durchaus ohne erkennbare Ordnung (12,5 mm, Wiesel). Alsbald indessen beginnen sie sich zu Strängen zu gliedern (14 mm, Soulié), nicht im ganzen Organe auf einen Schlag, sondern allmählich und stellenweise, so daß neben Partieen in ungestörter, ursprünglicher Anordnung andere sich finden mit Zellenreihen, die von dem äußeren Umkreis in geradem Lauf gegen das Centrum konvergieren (15 mm, Wiesel).

Wann nun beim menschlichen Embryo zuerst sympathische Elemente in die unmittelbare Nähe der Zwischenniere gelangen, ist nicht genau anzugeben: es muß im Laufe der fünften Woche geschehen; bei 11,5 mm Länge ist das Bauchgeflecht an der Aorta gut entwickelt (Kohn 1903), bei 12,5 mm zieht der zellenreiche Faserstrang dicht medialwärts an der Kapsel vorbei dem Becken zu (Wiesel 1902). **Mit der gebührenden Einschränkung kann dieses Stadium mit den Lageverhältnissen beim erwachsenen Lepidosaurier verglichen werden.** Eine besondere Marksubstanzanlage läßt sich aber naturgemäß in der Masse der kleinen (4–6 μ), indifferenten Sympathicuszellen, der Sympathogonien (sympathische Bildungszellen, Wiesel 1902) mit ihrem schmalen Protoplasmamantel

um den großen, intensiv färbbaren Kern herum niemals mit gleicher Schärfe abgrenzen, wie das Interrenalorgan. Immerhin kann aber



Fig. 372. Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 10 mm langen Schweineembryos. *zw* Zwischennierengewebe oder Anlage der Rindensubstanz. *sg* Sympathogonienhaufen, die Anlagen des Sympathicus und des phäochromen Gewebes oder der Marksubstanz. *bg* Bindegewebe. Nach WIESEL (1902).



Fig. 373. Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 17 mm langen menschlichen Embryos. *sg* Sympathogonien. *s* Sympathicus. *zw* Zwischenniere. *a* Aorta. Nach WIESEL (1902).

gesagt werden, daß es die unmittelbar medialwärts der Zwischenniere benachbarten Bezirke des Sympathicus sind, die zuerst und vornehmlich die Jugendformen der späteren Markzellen ausscheiden (vgl. Fig. 372 vom Schwein). Dieser Prozeß nimmt etwa in der 6. Woche seinen Anfang (17 mm, Wiesel 1902, Fig. 373): Minot (1894) und Marchand (1891) vermissen daher mit einigem Recht bei Embryonen aus dem zweiten Monate noch zweierlei verschiedenartige Elemente. Einzelne Ballen von 4—6 Sympathogonien nebst Nervenfasern (Markballen Wiesel 1900) durchbrechen die Kapsel (vergl. Fig. 374 vom Schwein) des kranialen und mittleren Abschnittes der Zwischenniere



Fig. 374. Schnitt durch die Nebenniere eines 70 mm langen Schweineembryos *N* Nervenfasern. *Sg* Sympathogonienhaufen. *Zf* Zona fasciculata. Nach Wiesel 1902.

an ihrem medialen Umfange und wandern in das Organ zwischen die Ballen und Stränge der interrenalen Zellen hinein. Zum Teil stehen sie mit der äußeren Zellenmasse und auch untereinander durch Nervenfasern in Verbindung (Abb. 375), zum anderen Teile geben sie alsbald diesen ihren ursprünglichen Zusammenhang auf. Die centralen und lateralen Abschnitte bleiben vorläufig von der Invasion völlig verschont (Abb. 376). Von diesem Augenblicke ab kann nicht mehr von einer reinen Zwischenniere, sondern nur von einer werdenden Nebenniere gesprochen werden.

Die außerhalb der Nebenniere liegende Masse des Bauchsympathicus verdichtet sich mehr und mehr, dehnt sich allmählich auch auf das Schwanzende des Organs aus und umwächst dieses vom medialen Umfange her bis auf seine laterale Fläche hin. Dieser Masse entstammt ein zweiter, ziemlich breiter Wanderzug von Sympathogonien, der sich dem von medianwärts her nunmehr auch in das Schwanzende



Fig. 375. Schnitt durch die Nebenniere eines 70 mm langen Schweineembryos. Ein in die Zwischenniere (*zw*) eindringender Sympathogonienhaufen (*sg*) durch Nervenfasern (*n*) mit einem nach außerhalb gelegenen Haufen (*sg'*) verbunden. Nach WIESEL (1902).



Fig. 376. Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 70 mm langen Schweineembryos. *Zw* Zwischennierengewebe. *Sg* Sympathogonienmassen außerhalb der Nebenniere, *Sg'* im Eindringen begriffen. Nach WIESEL (1902).

(Soulié 1903) eindringenden Strom zugesellt (19 mm, Wiesel) und am kaudalen Pole bis zur lateralen Seite hin in das Organ einbricht. Noch hat aber keiner von ihnen das Centrum der Zwischenniere erreicht. In deren feinerem Aufbau herrscht nunmehr durchweg die radiäre Anordnung zu etwa zweizeiligen Zellensträngen. Im Centrum ist eine der Venen zur Vena centralis umgebildet (Wiesel, Soulié), und in ihrer unmittelbaren Umgebung macht infolge der bedeutenden Zahl und Größe der Gefäße die speichenförmige Gestaltung einer mehr netzförmigen Platz.

Das Organ gleicht in diesem Stadium durchaus nicht mehr der „Nebenniere der Fische", wie Kohn (1903, p. 276) betont, sondern hat sich vielmehr auf die morphologische Stufe der Sauropsidennebenniere erhoben.

Zu den ersten Andeutungen der Fasciculata- und Reticularisformation tritt im weiteren Verlaufe die erste Spur der Glomerulosa: unmittelbar unter der Kapsel lagern sich kleinere Elemente (24 mm, Soulié 1903), die später dicht aneinandergedrängt (28 mm Wiesel 1902, 27 mm Kohn 1903) die Zona glomerulosa aufbauen, jetzt aber noch an vielen Stellen des Umkreises fehlen. Zwischen ihr und der Kapsel sollen — vielleicht zeitlebens — einzelne Sympathogonien liegen bleiben (Wiesel), während deren Hauptmasse, stets durch neue Zuzüge von außen verstärkt, weiter in das Organ hineinwandert.

Nach Kohn erreichen sie sogar schon früh (27 mm) auch die centralen Partieen, nach Wiesel werden diese indessen noch lange Zeit (bis 60 mm) ausschließlich von der Reticularis eingenommen. Auch Soulié (1903) findet zumal die Umgebung der Centralvene noch zu Anfang der 10. Woche (64. Tag, 32—40 mm) frei von sympathogenen Elementen.

Bereits auf diesem Stadium bilden sich, genau wie in den Plexusganglien, einzelne der eingewanderten Sympathogonien zu Phäochromoblasten um (Kohn 27 mm), die durch ihr lichtes Aussehen, bedingt durch die Größe ihres Zellenleibes und die Chromatinarmut ihrer Kerne, gegenüber den dunkleren Sympathogonien gut gekennzeichnet, mit ihnen aber durch alle Uebergangsformen verbunden sind. Diese Fortbildung trifft demnach die in die Zwischenniere eingedrungenen Elemente bedeutend, etwa um zwei Wochen, später als die des Bauchgeflechtes (vergl. p. 544).

Auf diese Thatsache, die Wiesel (1902) schon ausdrücklich betont hatte, hat Kohn (1903) vielen Wert gelegt: noch eklatanter tritt sie zu Tage, wenn Wiesel (1902) recht hat, der auch bei 28 mm langen Embryonen noch keine Spur dieser Differenzierung wahrnahm und alle eingewanderten Elemente als Sympathogonien charakterisiert.

Der Prozeß des Einwanderns dauert nun geraume Zeit fort: mit Sicherheit aber kann — man muß Wiesel durchaus zustimmen, wenn er die Bedeutung dieser Tatsache hervorhebt — festgestellt werden, daß die einströmenden Zellen stets Sympathogonien, niemals Phäochromoblasten sind. Muß man auch annehmen, daß über die prospektive Bedeutung der weitaus überwiegenden Mehrzahl dieser Zellen als Vorstufen chrombrauner Elemente schon beim Durchtritt durch die Kapsel entschieden ist: ein morphologischer Unterschied zwischen den späteren Sympathoblasten und Phäochromoblasten ist in diesem Augenblicke nicht anzugeben.

So sammeln sich in immer reichlicherer Menge sympathische Elemente in der Nebenniere an (30—40 mm Soulié, 44—50 mm Kohn 1902): zuweilen findet man an der Peripherie derartige Zellenballen, von denen sich ein schmaler Fortsatz bereits weit in das Organ hinein verfolgen läßt. Die Mehrzahl ist indessen durchaus rand-

ständig und ein „Mark", im Sinne einer Binnensubstanz, somit noch nicht vorhanden (44 mm JANOŠIK 1890); stets bleibt nach WIESEL das Centrum frei. Neben den noch völlig indifferenten Sympathicushaufen, die am meisten dem lymphoiden Gewebe ähneln (vergl. p. 558), mehren sich, zunächst anscheinend in sehr langsamem Zeitmaß, die Phäochromoblasten, die sich teils zu Haufen, teils zu Strängen zwischen den interrenalen Elementen ordnen (51 mm WIESEL 1902). Die feineren Vorgänge der Differenzierung schildert WIESEL an einem etwas älteren Embryo (95 mm) genauer (Fig. 377). Inmitten der Sympathogonienhaufen treten Zellen auf, die ein helles, kaum mit Eosin färbbares Plasma und einen großen bläschenförmigen Kern besitzen; an anderen Stellen ist bereits das ganze Häufchen bis auf zwei oder drei Zellen umgebildet, und zwischen diesen beiden Formen vermitteln alle nur denkbaren Uebergangsstadien. Die Zellen sind genau so anzusehen, wie die Phäochromoblasten außerhalb der Nebenniere. Sie büßen infolge dieser Metamorphose die Deutlichkeit, mit der sie sich von den übrigen Zellen der Nebenniere durch ihr dunkles Aussehen abheben, naturgemäß ein; und man geht wohl nicht fehl, wenn man die Angaben über ihr Verschwinden im vierten Monate (MINOT 1894) mit dieser Erscheinung in Verbindung bringt.

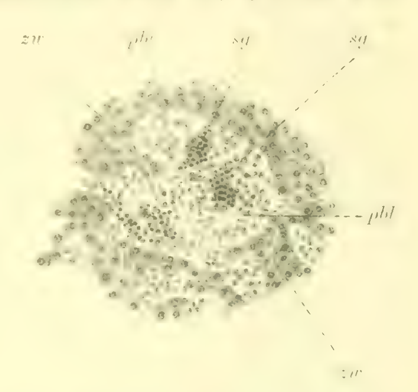


Fig. 377. Schnitt durch die Nebenniere eines 95 mm langen menschlichen Embryos. Ein Markballen in der Umwandlung der Sympathogonien (*sg*) in Phäochromoblasten (*pbl*) begriffen. *zw* Zwischenniere oder Rindengewebe. Nach WIESEL 1902.

Der morphologische Ausbau des Zwischennierengewebes, dessen Grundzüge bereits zu Ende des zweiten Monats festgelegt waren, beschränkt sich in der Folgezeit lediglich auf die Ergänzung der Glomerulosa, die alsbald deutlicher und breiter erscheint, denn jemals zuvor oder später (51, 60 mm WIESEL 1902). Inzwischen ist aber die cytologische Differenzierung der interrenalen Zelle erfolgt: in der äußersten Plasmazone einer jeden sind die Lipoidkörner (Rindenkörner, HULTGREN und ANDERSSON 1899) aufgetreten und von nun an stets durch geeignete Behandlung, bei Anwendung von Osmiumtetroxyd durch sekundäre Schwärzung (50 mm PLECNIK 1902), bei anderen Fixationen als Vakuolisierung (40 mm MINERVINI 1904) nachzuweisen. Keine einzige Sympathogonie, kein einziger Phäochromoblast zeigt jemals ein Lipoidkörnchen in seinem Zellenleibe. Zunächst ist ihre Menge und im Durchschnitt ihre Größe geringer, als beim Erwachsenen, und sie verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf alle Zellen. Im ganzen machen sie den Eindruck scharf umschriebener solider Kügelchen; in den Gefäßen und den Endothelien finden sich keine Rindenkörner vor (PLECNIK 1902).

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß die ältere Vorstellung, daß es sich bei der Lipoiderfüllung der Rindenelemente um einen zum Kreise der „fettigen Degeneration" gehörigen Vorgang handele, der vergleichend-histologischen Ergebnissen nicht gerecht wird. Gerade für die menschliche Nebenniere begegnet man noch zuweilen dieser Anschauung, zumal in der pathologisch-anatomischen Literatur.

Das Zwischennierengewebe hat damit die cytologische Stufe erreicht, auf der es zeitlebens bei allen übrigen Vertebraten verharrt: zur „Rindensubstanz“ einer Säugernebenniere aber fehlt ihm noch zweierlei: erstens die für den Mammalier charakteristische morphologische Lokalisation an dem Umkreise des Organes — denn noch finden sich auch im Centrum des Organs vorwiegend oder ausschließlich interrenale Elemente — zweitens die cytologische Differenzierung in die für die einzelnen Schichten charakteristische Lipoidanordnung.

Die Lokalisation geschieht im engsten Zusammenhange mit der des sympathischen Anteils und macht im ganzen den Eindruck eines mehr passiven Vorganges, eines Verdrängtwerdens aus dem Centrum des Organs gegen die Peripherie hin.

Die cytogenetische Wandlung beginnt mit einer beträchtlichen Vermehrung und Vergrößerung der Rindenkörner: beide sind am stärksten in den kleineren peripherischen Glomerulosaelementen, die centralwärts folgenden größeren Zellen enthalten weniger zahlreiche und kleinere Kügelchen: neben diesen aber treten hier besonders große kugelige, sternförmige, plump-spindelige Elemente auf, die auffallend viele große Lipoidkügelchen führen und an den centralen Gefäßen, soweit diese nicht schon von Markhaufen besetzt sind, oder an der Grenze beider Gewebe liegen. Aus dem Zusammenfließen der groben Körner entstehen zuweilen ganz große Klumpen. Am nicht osmierten Präparate sind in ihnen ein veränderter Kern, und als Negativbild der Körnchenfüllung die einfassenden Protoplasmasepten nachzuweisen. Die übrigen Lipoidkügelchen bleiben in Gestalt und Lage unverändert, ihre Zahl nimmt ebenso wie die der grobkörnigen centralen Zellen zu (15 cm Plecnik 1902). In der mittleren Rindenschichte findet man (20 cm Plecnik 1902) von jetzt ab eigenartige lichte Zellen mit lockerem, körnigem Plasma, das unregelmäßig gelagerte, auffallend kleine und nicht tiefschwarz osmierte Kügelchen enthält, mit einem nur schwach färbbaren atrophischen Kerne, der auch ganz und gar fehlen kann: sie sehen dann unter Umständen den endothellosen Lücken überaus ähnlich, die von Rindenzellen eingefaßt werden und sich häufig in der Nebenniere finden, an Zahl und Größe bis kurz vor der Geburt zunehmen, um indessen beim Neugeborenen bereits sehr spärlich zu werden und beim Erwachsenen völlig zu verschwinden. Mit diesen Umbildungen ist die Differenzierung der Rinde abgeschlossen, nur steigt der Körnerreichtum der Zellen immer mehr an und erreicht in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres sein Maximum (Plecnik 1902); nach Ecker (1846), v. Kölliker (1867). Henle (1865) wird der „Fettgehalt“ im Alter ein höherer und in der That kann man auch bei Greisen noch sehr lipoidreiche Nebennieren antreffen. Es kommt sogar, während die Glomerulosa zuweilen im Alter infolge der Verdickung und Verdichtung der Kapsel und der einstrahlenden Septen druckatrophische Veränderungen erleidet, zu einer Art Hypertrophie der Fasciculatazellen als seniler Erscheinung, die sich in Vergrößerung, Ueberladung mit fettähnlicher Substanz und Bildung mehrkerniger Elemente auf amitotischem Wege äußert (Delamare 1903). Im Alter nimmt auch die Menge des braungelben Pigmentes, besonders in der Zona reticularis an der Rindenmarkgrenze, in der Regel beträchtlich zu, derart, das für diese Schicht eine besondere Bezeichnung — Zona intermedia (Virchow) — ge-

braucht wird. Die Farbe der Körnchen hat häufig zu Verwechselungen mit der Phäochromreaktion des Markes geführt, auch in jüngster Zeit sind noch einzelne Beobachter diesem Irrtum — auch bei anderen Säugetieren: Meerschweinchen (ALEZAIS [1898], FUHRMANN 1904, 1905; vergl. dazu BERNARD et BIGART [1902]) — zum Opfer gefallen und haben infolgedessen die Rindenmarkgrenze an einer unrichtigen Stelle gezogen. SDRINKO (1905) hat für deren Bestimmung daher die Hämatoxylinreaktion des Markzellenplasmas (vergl. p. 444) zu einer besonderen Methode ausgebildet.

Im großen und ganzen sind die Hauptfragen der Histiogenese der Rinde geklärt: doch wissen wir z. B. über das Auftreten der in älteren embryonalen Nebennieren so reichlich vorhandenen ALTMANNschen Granula (PLECNIK 1902), über die Entwickelung des Pigmentes, das sich zum ersten Male bei einem 6 Tage alten Kinde vorfand (PLECNIK 1902), während es nach anderen Angaben dem Säugling überhaupt fehlen sollte (MÜHLMANN 1896), über das Erscheinen der nach WEIGERT und nach RUSSEL färbbaren Körnchen (LUBARSCH 1894), ferner über den Zusammenhang von Granulis, Pigmentierung und Lipoidbildung und endlich über den Zeitpunkt des Beginnes der Funktion (Sekretion) noch gar nichts. Auch über die Bedeutung und Entstehung der einkernigen Riesenzellen in der jugendlichen Nebenniere (17 mm DELAMARE 1904) sind weitere Untersuchungen erwünscht.

Inzwischen beginnt der Strom der eindringenden Sympathogonien allmählich, aber deutlich schwächer zu werden, ohne indessen vollkommen zu versiegen (60 mm WIESEL 1902): immer noch durchbrechen sie da und dort die Bindegewebekapsel, das ganze Organ ist nunmehr von Elementen des Sympathicus durchsetzt und bietet im wesentlichen das Bild einer Vogelnebenniere dar; die am frühesten eingewanderten Ballen erreichen zuerst die centralen Teile der Nebenniere, werden dort zunächst noch durch große interrenale Partieen voneinander geschieden, die sie nach und nach immer mehr aus dem Centrum verdrängen (95 mm WIESEL 1902). Das ist der Anfang der endgültigen Lokalisation des späteren phäochromen Nebennierenabschnittes; im rein topographischen Sinne kann das Gewebe nunmehr als Marksubstanz bezeichnet werden, noch nicht aber im histiologischen: doch auch diesem Ziele nähert sie sich mehr und mehr. Die Umbildung in Phäochromoblasten macht langsame, aber stetige Fortschritte: zuerst betraf sie vornehmlich die peripherischen Sympathogonienhaufen (60 mm WIESEL), alsbald aber greift sie auch auf die centralen über (95 mm WIESEL). Zu Anfang des 4. Monats tritt die Ausreifung der Marksubstanz in ihr Endstadium ein: die Braunfärbung durch Chromsalze beginnt aufzutreten, einzelne Phäochromoblasten werden zu Phäochromocyten (120 mm PLECNIK). So findet man von jetzt ab alle drei Entwickelungsstufen — Sympathogonien, Phäochromoblasten und fertige phäochrome Zellen — unmittelbar nebeneinander und hierdurch kommt das wechselvolle, bunte und unklare Bild der Nebenniere in den späteren Fötalmonaten wesentlich zu stande. Noch liegen zu dieser Zeit Sympathicusballen in dem gesamten späteren Rindenbereiche (PLECNIK). Zwar ist die Hauptmasse schon aus der Peripherie verschwunden und in der Mitte des Organes konzentriert — ECKER (1846) konnte schon zu Ende des dritten Monats eine weißliche Rinde und einen rötlichen Markstreifen unterscheiden — aber sie ist hier noch nicht zu einer einheitlichen Gewebemasse verschmolzen; vielmehr stellt sie sich in der Form einzelner loser Ballen oder Stränge in der näheren und weiteren Umgebung der Centralvene dar (KOHN 160 mm; vergl.

Fig. 378 vom Hammel). Die Einwanderung neuer Sympathogonien, deren Ausreifung, sowie die Durchführung der strengen Lokalisation läßt sich in ihrem Fortgange während der gesammten weiteren Embryonalzeit beobachten (vergl. Fig. 379 vom Schwein). Zugleich werden auch die Farbenunterschiede zwischen aschgrauer Rinde und weißlichem oder rötlichem Mark deutlicher (Burdach 1828, 6. Monat). Es hat sogar den Anschein, als ob keineswegs bis zur Geburt alle diese Prozesse bereits bis zur Vollendung fortgeschritten seien: auch beim Neugeborenen dauert noch die Einwanderung von Sympathogonien fort, die Masse der undifferenzierten und der umgebildeten Elemente hält sich im Organe etwa das Gleichgewicht, und wenn auch bei weitem die größte Menge des sympathischen Anteiles im Centrum gruppiert ist, so finden sich dennoch einerseits Rindenzellenpakete in der Mitte der Nebenniere, und anderseits ziehen Stränge phäochromer Zellen und ihrer Vorformen bis zur Kapsel hin (Wiesel 1902). Das 10. Lebensjahr bildet etwa die obere Grenze (Wiesel 1902), doch kommen auch noch in späteren Jahren an einzelnen Stellen Umbildungsprozesse vor (Wiesel 1900). Wiesel hat aber ganz recht, wenn er betont, daß wenigstens in jungen Jahren beim Menschen — ganz abgesehen von den später zu erörternden Versprengungen im Bereiche des Organes selbst — von einer strengen Scheidung in Rinde und Mark weder topographisch noch histiologisch die Rede sein kann.

Auch die fertige Markzelle macht nach Plecnik (1902) in ihrer feineren Struktur noch wichtige postembryonale Abänderungen durch. Schon bei 300 bis 350 mm langen Embryonen treten in einzelnen von ihnen sehr kleine, solide, durch Osmiumtetroxyd schwärzbare Körner, allerdings sehr spärlich, auf, um bis zur Geburt und während der ersten Lebensmonate gröber zu werden, an Zahl aber kaum erheblich zuzunehmen. Um das 5. Lebensjahr gesellen sich noch andere zu ihnen, die nur am Sudanpräparat solide erscheinen, nach Osmiumtetroxydbehandlung aber Hohlkugeln darstellen. Nach der Pubertät sind fast ausschließlich, nach dem 20. Lebensjahre ganz ausschließlich derartige Gebilde vorhanden. Sie werden dabei immer größer und nehmen in ihrem Aufbau immer kompliziertere Formen von dünn- und dickwandigen, geschichteten Kugeln an.

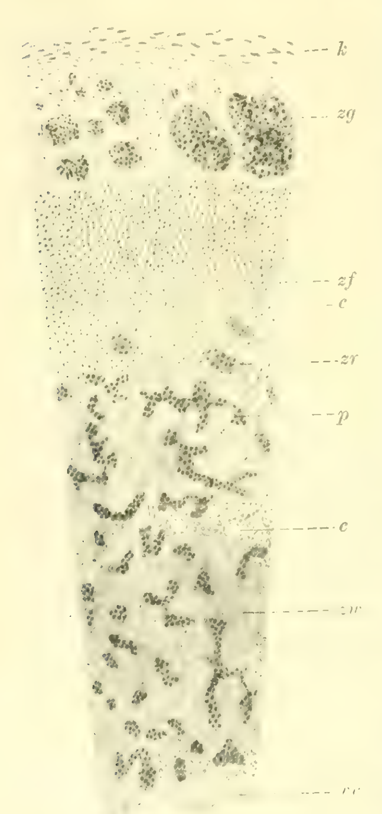


Fig. 378. Schnitt durch die Nebenniere eines 300 mm langen Embryo von Ovis aries. *k* Bindegewebekapsel. *zg* Zona glomerulosa. *zf* Zona fasciculata. *zr* Zona reticularis. *zw* Zwischennierengewebe in dem centralen Abschnitte der Nebenniere. *p* phäochromes Gewebe. *vc* Vena centralis. *c* Kapillaren. Nach Soulié 1903.

Ueber die Histiogenese des Markgewebes, zumal über Zeit, Ort und Art des Ueberganges der Phäochromoblasten in die phäochromen Zellen, über den Vorgang also, der nicht nur ein embryologisches, sondern ein ganz allgemein biologisches Interesse beansprucht, sind wir nur außerordentlich schlecht unterrichtet. Im Grunde liegt nur ein Befund bei einem 160 mm langen Fötus (KOHN 1903) vor, bei dem schon viele Zellen der Randpartieen, aber auch schon ganze Zellenhaufen im Centrum Chromreaktion zeigten. Die Meinung KOHN's (1903), daß die später einwandernden Zellen schneller, als die zuerst eingedrungenen Elemente, chrombraun werden, ist nicht durch hinreichende Befunde gestützt. Vorsichtiger drückt sich WIESEL (1902) aus, der der Ansicht zuneigt, daß die Umbildung wesentlich erst im Centrum erfolge. Neue Untersuchungen werden diese Punkte und im Zusammenhange damit auch die cytogenetischen Umbildungen der Markzellen, das Auftreten der im späteren Leben so ausgesprochenen Oxyphobie ihres Zellenleibes, der durch Osmiumtetroxyd schwärzbaren Markkörner aufzuklären haben.



Fig. 379. Schnitt durch die Nebenniere eines 119 mm langen Schweineembryos. *M* Marksubstanz. *R* Rindensubstanz. *Zn* Zwischennieren- oder Rindengewebe, das noch im Centrum des Organs gelegen ist. Nach WIESEL 1900.

Auch über den Zeitpunkt der Umbildung des Sympathoblasten in die fertige sympathische Nervenzelle in der Nebenniere ist sicheres noch nicht festgestellt, jedenfalls aber tritt diese bedeutend später als die Differenzierung der phäochromen Zelle ein, denn WIESEL vermißte jene noch bei 95 mm langen Föten vollkommen.

Alle diese Fragen, die so eng mit dem auch für den pathologischen Anatomen und den Kliniker wichtigen Problem der physiologischen Regeneration des phäochromen Gewebes zusammenhängen, bedürfen dringend eingehender Untersuchung. Von Bedeutung ist hierbei, daß WIESEL (1903) noch im späten Alter an sympathischen Ganglienzellen Auftreten der Chromreaktion nachgewiesen zu haben glaubt, zum Ersatze des durch die ADDISON'sche Krankheit zerstörten chrombraunen Gewebes.

Solange die Zwischenniere ein selbständiges Organ war, entsprach sie in ihrer Lage wesentlich dem Kopfende der noch umfangreichen Urniere, sie bildete ein rundliches oder ovales Körperchen von zuerst (8 mm SOULIÉ 1903) etwa $^1/_{10}$ mm, später (19 mm SOULIÉ 1903) etwa $^1/_5 \times ^1/_3$ mm Durchmesser. Zur Zeit, da die junge Nebenniere entsteht, beginnt der Mesonephros bereits zu einem Anhängsel der Keimdrüse herabzusinken. Die im Durchmesser etwa $^3/_4$ mm

großen Organe liegen zu Seiten der Aorta, medial vom Wolff'schen Körper, dorso-medial vom Genitalorgan, ventral von den Nachnieren, deren Venen sie mit ihrem Schwanzende erreichen; die rechte hängt mit ihrer Bauchfläche an der Vena cava inferior, die linke an der dorsalen Magenwand (19 mm Soulié). Später wird (24 mm Soulié) die rechte Nebenniere an ihrem oberen Ende immer mehr von der Leber umwachsen, deren linker Lappen bis an die laterale Seite des linksseitigen Organs reicht. Die Beziehung zum oberen Nierenpol wird immer inniger, die rechte Nebenniere schmiegt sich ihm mit ihrer dorsalen Fläche, die linke mit ihrem Schwanzende direkt an. Die linke Nebenniere liegt medial von der Aorta und dem Sonnengeflecht, mit ihrer ventralen Fläche an dem unteren Oesophagusende und der hinteren Magenwand, von der sie nur das Ligamentum gastrocolicum trennt (24 mm Soulié). Bei einem 50 Tage alten Embryo (33 mm Sch.-St.-L.) findet Minervini (1904) die Nebenniere als zwei kleine, längliche, 4 mm lange Körperchen von elliptischem Querschnitt, hinten dicht an dem Wirbelkörper und den Rippenwurzeln, innen an der Aorta, dem Sympathicus und der Vena cava liegen; vorn und außen sind sie vom Peritonealepithel bekleidet. In der Mitte des 3. Monats besitzt die Nebenniere nahezu die syntopischen Beziehungen, wie sie dem ausgebildeten Organe zukommen, es schiebt sich das Ligamentum gastrocolicum zwischen Bauchfläche der linken Nebenniere und Dorsalfläche des Magens als Scheidewand ein. Die Ausmessungen betragen etwa 1,8 mm im Längen-, 2,25 mm im Breiten-, 1,35 im Dickendurchmesser.

Der Umfang der Organe ist zu dieser Zeit so bedeutend, daß er besonders in seinem Mißverhältnis zu dem der Nachniere schon die Aufmerksamkeit der älteren Anatomen (Meckel 1806, 1809, 1815—20, Bd. IV, p. 505; Seiler 1823, Huschke 1844, s. Zander 1890, p. 448), erregte. Bis zur Mitte des 3. Monats sind nach Meckel (1815—20) und Johannes Müller (1830) die Nebennieren immer noch etwas größer als die Nieren, gegen Ende gleicht sich der Unterschied aus (Ecker 1846). Minervini (1904) findet sie bei einem $3^1/_2$ Monat alten Fötus von 7—8 mm Länge noch größer als die Nieren und von jetzt ab bleiben sie beträchtlich hinter den Nieren zurück, im 6. Monat sind sie etwa halb so groß und verhalten sich dem Gewichte nach zu jenen wie 1:2,5, beim reifen Fötus wie 1:3, beim Erwachsenen wie 1:28 (Meckel 1815—20). Soulié (1903) giebt einen Vergleich der Dickendimensionen (in mm) zwischen der Nebenniere

	im ersten Monate	und im ausgebildeten Zustande
Rinde	0,75	1,2 —1,5
Zona glomerulosa	0,08—0,1	0,11—0,12
Zona fasciculata	0,3 —0,35	0,72—0,75
Zona reticularis	0,25—0,3	0,4
Mark	0,07—0,08	0,2 —0,25

Eine Verkleinerung des Organs als senile Veränderung (Huschke 1844) konnte Delamare (1904) nicht bestätigen, Greisenebennieren sind gelegentlich sogar im Gegenteil, infolge von Hypertrophie der Streifenschicht, sehr groß und schwer gefunden worden (Cruveilhier 1834). Ob in der That, wie eine ältere Angabe (Cassan 1879) vermuten läßt, bei Negern die Nebennieren größere Dimensionen erlangen, als bei Weißen, bedarf noch weiterer Feststellung. Cruveilhier (1834) hat dieser Behauptung widersprochen; aus neuerer Zeit liegt eine gelegentliche Bestätigung durch Marchand (1891, p. 571) vor.

Es mag gleich hier betont werden, daß es bei Säugetierembryonen niemals zu einem so beträchtlichen Mißverhältnis in der Größe der Nebenniere und Nachniere kommt, wie beim Menschen (Meckel 1806, Bischoff A.-L. II, J. Müller 1830, Nagel 1834, Ecker 1846), wenn auch bei dem späten Erscheinen der Nachnieren die Nebennieren während einer bestimmten Zeit größer oder kaum kleiner als die Nieren gefunden werden (Bischoff 1845, Hund; 1852 Meerschweinchen).

Auf's schärfste ist hervorzuheben, daß der Werdegang der Nebenniere bei keiner einzigen Säugetierart in seinem Grundplane von dem beim Menschen abweicht, dennoch aber unterscheidet er sich in manchen interessanten Einzelheiten, die wesentlich die Art und Weise der Markbildung betreffen, nicht unerheblich von jenem. Zugleich ergänzt er das Bild in einigen Punkten, die bei anderen Säugern deutlicher hervortreten oder eingehender untersucht werden konnten. Leider sind auch hier noch die Kenntnisse sehr lückenhaft, besonders z. B. über die Ursache und die Art und Weise der bei den einzelnen Tiergruppen sich so sehr verschieden gestaltenden Glomerulosabildung. In der folgenden kurzen Uebersicht finden diese beiden Gesichtspunkte besondere Berücksichtigung.

Ueber die untersuchten Gattungen und Arten giebt die folgende Zusammenstellung Auskunft (erweitert und vervollständigt nach Soulié 1903). Die Arbeiten, in denen vollständige Entwickelungsreihen dargestellt werden, sind durch einen * hervorgehoben.

Chiropteren:	
Vespertilio spec.:	Oskar Schultze 1897.
Carnivoren:	
Canis familiaris:	Valentin 1835, Bischoff 1845 (A. L. III[10]), v. Brunn 1872, Canalis 1887, *Soulié 1903, Minervini 1904.
Felis domestica:	Janošik 1883, *Soulié 1903, Kohn 1903.
Insectivoren:	
Talpa europaea:	Aichel 1900, *Soulié 1903.
Rodentia:	
Lepus cuniculus:	Meckel 1806, v. Brunn 1872, v. Kölliker 1879, Gottschau 1883, *Janošik 1883, Valenti 1889, Canalis 1887, *Mitsukuri 1889, Minot 1894, Lubarsch 1894, Hultgren und Andersson 1899, Wiesel 1900, Aichel 1900, Atkinson 1901, *Soulié 1903, Kohn 1903, Minervini 1904.
Mus musculus:	Meckel 1806, *Inaba 1891, *Fusari 1893, *Soulié 1903, *Roud 1903.
Arvicola arvensis:	Roud 1903.
Mus decumanus:	Mitsukuri 1889, Wiesel 1900, Soulié 1903.
Cavia cobaya:	Meckel 1806, Bischoff 1852 (A. L. III[10]), Canalis 1887, Lubarsch 1894, Alezais 1898, Soulié 1903, Minervini 1904.
Artiodactyla:	
Sus scrofa dom.:	Gottschau 1883, Janošik 1883, Valenti 1887, Keibel 1897, *Flint 1900, *Wiesel 1901, *Soulié 1903, Whitehead 1903.
Ovis aries:	Valentin 1835, Goodsir 1846, Ecker 1846, Gottschau 1883, v. Mihalcovics 1885, Janošik 1890, *Soulié 1903, Bonnamour 1905.
Bos taurus:	Bischoff 1842 (A. L. II), Ecker 1846, Soulié 1903.
Perinodactyla:	
Equus caballus:	Soulié 1903.
Monotremen:	
Echidna aculeata var. typica:	Keibel 1903, 1904*.

Chiropteren. Nach O. Schultze gehen bei Vespertilionen die gesamten Nebennieren aus dem Sympathicus hervor; in der einheitlichen Zellenmasse differenziert sich die Rindensubstanz, der kaudale Teil hängt dann noch innig und breit mit dem Sympathicus zusammen. — Bei einem Embryo von Pteropus spec. von

13,6 mm Sch.-St.-L.[1]) konnte indessen der Vorgang des Einwucherns sympathogener Elemente in eine epitheliale Zwischenniere auf's deutlichste verfolgt werden.

Carnivoren. Wenig anders als beim Menschen geht bei Hunde- und Katzenembryonen die Bildung der Nebenniere vor sich. Die ausführlichsten Angaben verdanken wir Soulié (1903), die Kenntnis einiger Einzelheiten Hultgren und Andersson (1899) und Minervini (1904). Die Einzelknoten der Zwischennierenanlage (Hund 13,5 mm, Katze 6 und 7 mm) verschmelzen zu einem Epithelhaufen (Katze 12 mm Kohn, Soulié), der sich alsbald mit einer Kapsel umgiebt (Hund, 16, 16,5 mm, Katze 16 mm); von dieser aus strahlen früher (Katze 18 mm) oder später (Hund 65 mm) Septen in das Organ hinein. Die Zellen ordnen sich strangförmig (Hund 16 mm, Katze 16 mm), in der Peripherie bildet sich aus kleinen dichter gelagerten Elementen die Glomerulosaformation (Katze 18 mm); gleichzeitig oder kurz darauf beginnen Sympathogonienhaufen (Hund 16 mm, Katze 16 mm), die sich unmittelbar bis an die Kapsel herangeschoben hatten, diese zu durchbrechen (Katze 16 mm) und durch die Zwischennierenstränge hindurch centralwärts zu wandern. Sehr spät erst wandeln sie sich in phäochrome Zellen um[2]) (Hund 52 mm, Katze 60 mm), noch später nehmen sie die für die ausgebildete Markzelle so charakteristische Färbbarkeit des Plasmas mit Kernfarbstoffen an (Katze 80 mm), lange Zeit nachdem bereits ihre Hauptmenge sich inmitten des Organes gesammelt und dort zur einheitlichen Markmasse zusammenzuschließen begonnen hat (Katze 40 mm); immer aber bleibt diese Lokalisation bis zur Geburt unvollkommen, denn einerseits liegen auch noch Rindenzellenhaufen der Reticularis im Centrum zwischen den phäochromen Elementen, anderseits ziehen Stränge von chrombraunem Gewebe durch die Rinde bis zur Oberfläche des Organs (Katze 125 mm Kohn) und verbinden sich sogar noch bei 6 Wochen alten Tieren mit den außerhalb der Nebenniere gelegenen Phäochromkörpern an der Aorta, von deren Gewebe sie sich durch ihre dichtere Lagerungsweise, die Kleinheit und die schwächere Chromreaktion ihrer Zellen unterscheiden (Katze 125 mm Kohn). Dauernde Untermischung von Mark- und Rindengewebe hat auch Pellegrino (1904) in Hunden- und Katzennebennieren gefunden. Bei älteren Tieren nimmt die Rinde, insbesondere die innerste Zone an Masse, zu an der Grenze zwischen Mark und Rinde zeigt sich Bindegewebe und in den Medullarelementen vermehren und vergrößern sich die Markkörner (Hultgren und Andersson 1899). — Von großem Interesse sind die Beobachtungen von Mulon (1904) über das Auftreten intranucleärer Fettgranula in einzelnen Rindenzellen. Art und Zeit ihres Auftretens ist noch unbekannt, doch sind sie schon beim neugeborenen Kinde vorhanden, müssen sich also noch während des Fötallebens entwickeln. Eine nähere Untersuchung dieser Frage ist insbesondere im Hinblick auf das Einsetzen der Funktion sehr wünschenswerth.

Wesentlich aus Beobachtungen an jüngeren und älteren Carnivoren (und Ungulaten — Pferd) hat Pfaundler (1892) die Vorstellung abgeleitet, daß die Glomerulosa einem Einfaltungsprozeß der äußeren Rindenschichten durch einwuchernde Bindegewebesepten ihren Ursprung verdanke. Hultgren und Andersson (1899) haben sich scharf gegen diese Meinung ausgesprochen. Eingehendere Untersuchungen an diesen Tieren, die sich durch eine so überaus stark entwickelte Glomerulosa auszeichnen, müssen ergeben, ob thatsächlich ein Faltungsvorgang hierbei im Spiele ist. Eine allgemeinere Bedeutung — etwa für alle Säuger — hat indessen die Beteiligung des Stützgewebes für die Ausbildung der äußersten Rindenschichten wohl sicherlich nicht; wie man sie denn auch bei der weitaus größten Mehrzahl der Säugetiere in dieser ganz eigenartig ausgeprägten Form nicht antrifft.

Insectivoren. Auch beim Maulwurfembryo läuft die Konfluenz der Einzelknoten, die Abkapselung der Zwischenniere (7 mm Aichel, 11 mm Soulié), die Anordnung in Zellenstränge (17 mm Soulié), und die Bildung der Glomerulosa (12 mm Aichel, 25 mm Soulié), die Anlagerung des Sympathicus (5,5 mm Aichel, 9 mm Soulié) und der Durchbruch der Kapsel (9 mm Aichel), das Einwandern der Sympathogonien (12 mm Aichel, 14 mm Soulié) und der Eintritt der Chromreaktion (25,30 mm Soulié) genau nach dem allgemein gültigen Säugertypus ab. Gegen Ende des Fötallebens (23 mm Soulié) weicht jedoch an dem Schwanzende die Zwischenniere etwa in der Form eines Hufeisens auseinander und umschließt

1) Herr Dr. Friedenthal war so liebenswürdig, mir die Durchmusterung der Schnittreihe durch diesen Embryo zu gestatten, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

2) Minervini (1904) findet die Anlage (Hund 48—50 mm) nach Fixation mit Müller's Flüssigkeit gelblich gefärbt, da dies jedoch für alle Zellen, nur in verschiedenem Grade gilt, so ist fraglich, ob es sich wirklich um die Reaktion und nicht um unzureichend ausgewachsene Präparate handelt.

mit beiden Schenkeln eine Sympathicusmasse von beträchtlichem Umfange, die nervöse und phäochrome Elemente enthält und mit den bereits an der Vena centralis liegenden gleichartigen Zellen zusammenhängt. **Es gesellt sich also hier bei den Insectivoren zu dem Einwandern von Sympathicusmassen in der Form kleiner, diskreter Massen ein anderer Modus der Nebennierenmarkbildung: große zusammenhängende Partieen des Bauchsympathicus werden abgetrennt und unzersplittert, in continuo, von der Zwischenniere direkt aufgenommen.** Diese Art und Weise läßt sich aus der typischen derart ableiten, daß man annimmt, es wachse einer der einwandernden Ballen über seinesgleichen in seinen Größenabmessungen hinaus und bahne sich dementsprechend auch eine geräumige Durchtrittsöffnung durch das Rindengewebe. Es scheint ursächlich mit der Kombination beider Arten zusammenzuhängen, daß nach SOULIÉ (33 mm) beim Maulwurfe die Durchmischung von corticalen und medullaren Haufen im Centrum nicht so innig ist, als bei den Säugern: denn naturgemäß wird durch die Aufnahme einer einheitlichen, so mächtigen Sympathicusmasse das Zwischennierengewebe schneller und vollkommener aus dem Centrum verdrängt, als bei dem oben dargestellten Typus. Anderseits bleibt aber die Untermischung der Rinde mit sympathischen Strängen hier genau so lange bestehen (neugeborener Maulwurf, SOULIÉ) wie sonst, wird sie doch auch hier durch das vorkommende Einwandern kleiner „Markballen“ bedingt.

Rodentia. Die Entwickelung der Nagernebenniere entfernt sich am meisten von dem für die Säuger typischen Geschehen. Zwar findet sich zunächst auch hier eine Vielzahl einzelner Zwischennierenknospen und -inseln (L.c.[1]): 5,0—12 mm S., 6,5 mm AI., 11. Tag V.; M.m.: 11. Tag I., 4 mm F., 4,5—7 mm S.; M.d.: 13 mm S.), später in der Hauptsache eine einheitliche Anlage (L.c.: 11. Tag J., 7–8 mm AI., 12 Tage 20 Std. G., 12. Tag M., 12. und 13. Tag v. K., 14. Tag V.; M.m.: 12. und 13. Tag I., 6 mm R., 9 mm S.; M.d.: 15 mm S.), in der Einzelhaufen erkennbar sein können (L.c.: 14. Tag V.; M.m.: 13. Tag I.). Auch hier ordnet sich das embryonale Stützgewebe der nächsten Umgebung konzentrisch zu einer Kapsel (L.c.: 14. Tag M., 13—14 mm S., 16. bis 18. Tag V.; M.m.: 8 mm [?] F., 8,5 mm R., 9 mm S.; M.d.: 15 mm S.; C.c.: 18 mm S.), auch hier lagert sich der Bauchsympathicus alsbald nach seinem Erscheinen in der Nähe der Anlage medialwärts oder dorso-medialwärts unmittelbar der Kapsel an (L.c.: 14. Tag S., K., G., V., M., v. K., 13—18 mm S.; M.m.: 13. Tag I., 6—9 mm R.), die sich an der Berührungsstelle verdünnt (L.c.: 15,16 mm S.), durchbrochen wird und den Jugendformen der Markelemente das Eindringen gestattet (L.c.: 16. Tag M., 16. bis 18. Tag V., 18 [?], 21, 25 mm S., 18. Tag G., 25 mm [?] J.; M.m.: 7 mm F., 9,5, 10,5 mm [Fasern], 11—14 mm [Zellen] R., 14. bis 15. Tag I., 9—12 mm S., 15. Tag [?] J.; M.d.: 15 mm S.; C.c.: 18 mm S.), die alsbald auch das Centrum erreichen (L.c.: 21, 25 mm S., 18. Tag G. [dunkle Kerne]; M.m.: 7,5 mm F.). Doch vollzieht sich im Gegensatz zu den übrigen Säugern die Aufnahme dieser Elemente nur zu einem geringen Teile in dieser Form der Einwanderung diskreter kleiner Haufen, und so findet diese denn auch alsbald ihr Ende (M.m.: 14 mm S.); **der weitaus größte Teil des jugendlichen Markes wird als kompakte Masse aufgenommen** (L.c.: 15. Tag K.; M.m.: 12 mm S.; M.d.: 15 mm S.), **derart, daß die Zwischenniere an ihrem kaudalen Pol allmählich eine gleichsam trichterförmige, bauchige Oeffnung bildet, in die sich ein umfangreicher Teil der anliegenden Sympathicusmassen hineinschiebt** (L.c.: 16. Tag M., 18. Tag G., 30, 35, 40 mm S., 38 mm v. B.; M.m.: 12 mm F.; M.d.: 23 mm M.). Alsdann verengert sich der Trichtermund und umschließt den Bissen, indem er ihn von seinem Mutterboden abtrennt, bis auf einen erst breiten, dann schmalen Stiel (L.c.: 40, 66, 88 mm K., 26. Tag M.; M.m.: 18. Tag I.), der noch lange Zeit, jedenfalls bis nach der Geburt (L.c.; neugeboren K.; M.m.: 3. bis 10. Tag nach Geburt I.), oft noch bei älteren (L.c.: 6 Wochen alt, 3 Monate alt K.), ja bei erwachsenen Tieren (L.c.: K., DIAMARE 1903; M.m.: R.; M.d.: DIAMARE 1903 und viele andere) bis zur Oberfläche des Organes hinanzieht, dort aus dem Organ heraustritt und sich direkt oder später mit unwesentlichen Kontinuitätstrennungen in die anliegenden Teile des abdominalen, phäochromen Systemes fortsetzt (Fig. 380). Diese Erscheinung selbst sowie die Einzelphasen ihrer Bildung sind in der Litteratur unter dem Bilde einer Umwachsung des Markes durch die Rinde (M.), einer Kappenbildung der Rinde

1) Abkürzungen: L(epus) c(uniculus), M(us) m(usculus), M(us) d(ecumanus), C(avia) c(obaya), S(us) s(crofa), O(vis) a(ries), B(os) t(aurus), E(quus) c(aballus). — A(ICHEL), AT(KINSON), v. B(RUNN), F(USARI), FL(INT), G(OTTSCHAU), I(NABA), J(ANOŠIK), K(OHN), v. K(ÖLLIKER), M(ITSUKURI), R(OUD), S(OULIÉ), V(ALENTI), WH(ITEHEAD), W(IESEL).

über dem Markanteil (K.), einer Verschmelzung von Rinde und Mark (G.), eines hufeisenförmigen Aufspaltens der Rinde (S.) beschrieben worden, oder man fand als fertiges Endresultat des Prozesses auffallend umfangreiche Haufen oder Stränge im Rindengewebe eingeschlossen oder unter der Kapsel (L.c. S.). — Naturgemäß hat diese Abweichung der Morphogenese zur Folge, daß zwar eine Durchmischung beider Gewebearten im ganzen Bereiche des Organes vorkommt (M.m.: 16, 17 mm R., 16. Tag, neugeborenes Tier I.), daß diese aber rasch schwindet und insbesondere die centrale Masse bei weitem weniger Rindenzellhaufen (L.c.: 30 mm S.; M.m.: 12 mm S., 15 mm F.), die Rinde spärlichere Züge sympathischen Ursprunges beherbergt als sonst (M.m.: 24 mm S.).

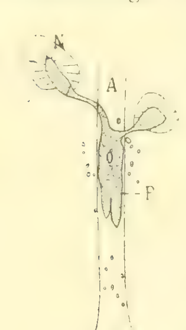


Fig. 380. Halbschematische Darstellung des Bauchteiles des phäochromen Systemes eines neugeborenen Kaninchens. *A* Aorta. *N* Zwischenniere. *P* phäochromkörperchen, das sich direkt in die Marksubstanz der Nebenniere fortsetzt. Nach Kohn 1903.

Die übrigen histiogenetischen und cytogenetischen Vorgänge tragen keinerlei Sondercharakter, die Rindenzellhaufen (M.m.: 7,5 mm F., 8,5 mm R.) ordnen sich erst zu unregelmäßigen, anastomosierenden (L.c.: 12½ Tag, 13. Tag At., 14. Tag G., M., v. K., 14 mm S., 25 mm J., 10,5—14 mm R., 12 mm S.), später vielleicht unter dem maßgebenden Einfluß des Kapillarenverlaufes radiär gerichteten Strängen (M.m.: 11 mm R., 12 mm F.), die Glomerulosaformation bildet sich (L.c.: 35, 40 mm S.), indem zuerst im äußeren Umkreise kleinere Zellen in dichterer Lagerung erscheinen (L.c.: 25 mm J.; M.m: 12 mm S., 16 mm R., 18 mm F.); der Gegensatz zwischen der mehr kompakten Peripherie und den strangartig geordneten inneren Zellenzügen ist bei älteren Föten deutlich (C.c.: 22, 26 mm M.); die Rindenzellen beladen sich in den tieferen Schichten (M.m.: 23 mm F.) mit den Lipoidgranulis, die zunächst viel kleiner als im erwachsenen Zustande (M.m.: 22 mm R.) und zuerst in spärlicher Zahl vorhanden sind, später sich stark vermehren (L.c.: 45 mm Hultgren und Anderson) und sich über die gesamte Rinde ausbreiten. Damit ist die Dreischichtung der Rinde vollendet (M.m.: 18. Tag, neugeboren F.). Die innerste Rindenschicht pigmentiert sich dunkelbraun, besonders stark beim erwachsenen Meerschweinchen (vergl. p. 566); das Auftreten gefärbter Körnchen gilt Mulon (1905) als Zeichen des Alterns der Zellen. Das Mark reift durch Umbildung der Sympathogonien in Phäochromoblasten (L.c.: 16. Tag K., 18. Tag I., M.; M.m.: 17, 14, 15 mm S., 18, 22 mm R.; C.c.: 50, 60 mm S.), ein Vorgang, der interessanterweise auch bei erwachsenen Mäusen (I.) noch nicht restlos vollendet zu sein braucht, und in den Markzellen erscheinen basophile Körnchen (M.m.: 22 mm R.). Zunächst besteht bei reifen Embryonen oder gar über die Geburt hinaus (L.c.: 6 Wochen alt K.) die Durchmischung der Gewebe im Centrum (L.c.: 26. Tag M., 95 mm S.), sie hält sich an der Grenze am längsten (M.m.: 3 Tage alt I.); dann aber wird die vordem unregelmäßige, buchtige Rindenmarkgrenze (M.m.: 10 Tage alt I.) zu einer regelmäßigen, glatten Fläche (M.m.: 1 Monat alt I.), und auch die kleinen schmalen Züge sympathischen Gewebes zur Peripherie hin (L.c.: 6 Wochen alt K.; M.d. neugeboren S.) schwinden mit dem zunehmenden Alter in der Regel, bleiben aber auch häufig genug bestehen (Pellegrino 1904). Zuweilen setzen sich gar späterhin die beiden Substanzen durch eine Schicht von stärkerem Bindegewebe voneinander ab (M.m.: 1 Monat alt, erwachsen R.). Die Markzellen, die zunächst kleiner sind als beim erwachsenen Tier, erreichen bei 12 Tage alten Kaninchen ihren endgiltigen Umfang und vermehren ihren ursprünglich geringfügigen Gehalt an „Markkörnern" (Hultgren und Andersson). Ueber das Wachstum der Nebenniere bei C.c. s. Alezais (1898). — Der Erwähnung wert erscheint, daß in der Rinde bei Meerschweinchen- und Kaninchenembryonen der Nachweis von Glykogen gelingt (Lubarsch 1894).

Ungulaten. Nahezu gleichzeitig mit der Abkapselung durch konzentrische Ordnung des Stützgewebes der Umgebung (S.c.: 13 mm Wh., 15 mm S.; O.a.: 17,5, 19 mm S.), oder sogar schon etwas früher (O.a.: 8 mm G., 15 mm S., 12 mm G.), lagert sich der Sympathicus dorsal und medial eng an die Zwischenniere an [S.c.: 16 mm Wh., 16,4 mm J.[1]), 19 mm S., 20, 25 mm W., 25 mm Wh.] und umwächst allmählich einen mehr oder minder bedeutenden Abschnitt des Umkreises, nach Wiesel die gesamte Zwischenniere (S.c.: 40, 51 mm), eine Angabe, der Soulié widerspricht (S.c.: 55 mm). Frühzeitig und in bedeutender Ausdehnung durchbrechen

1) Vergl. Anmerk. p. 528.

Zellen und Fasern die Kapsel, breiten sich unter ihr aus und wandern in die Zwischenniere hinein. (Beginn: S.c.: 18 mm V., 19 mm G., etwas älter als 18,6 mm J., 30 mm Wh., 35 mm Fl., 36 mm S., 63 mm W.; O.a.: 12 mm G., 13, 14, 21 mm S. Höhepunkte: S.c.: 45, 48, 55 mm S.; O.a.: 30 mm S.; E.c.: 96 mm S. Ende. S.c.: 85 mm S., 180 mm W.; O.a.: 55 mm S.; B.t.: 100—140 S.) Im Schnittbilde erscheinen die vielen diskreten Ballen in ihrer Gesamtheit auf ihrem Marsche durch die Rinde hindurch gleichsam als immer enger werdender Ring, der noch lange in seiner Mitte einen Rindenkern umschließt, bei S.s. 86 mm liegt er einwärts der Glomerulosa, bei S.s. 100 mm etwa halbwegs, doch einige Ballen erreichen schon die Centralvene (S.s.: 95 mm S.; O.a.: 90—100 mm S.), um die sie sich später allesamt (S.s.: 110 mm S., 120—150 mm Fl.) scharen. Lange Zeit dauert noch die Durchmischung mit Rindenballen, die durch die beginnende Konfluenz der Markballen (S.s.: 100 mm W.), deren Sonderung allerdings noch oft sehr lange bestehen zu bleiben scheint (S.s.: 120—150 mm Fl.), allmählich verdrängt werden. Noch ziehen Markstränge zur Peripherie (S.s.: 100 mm, 130—150 mm W.), schließlich glättet (S.s.: 180 mm W.) sich die unregelmäßige (S.s.: 220 mm Fl.) Rindenmarkgrenze, doch offenbar unter starken individuellen Schwankungen. — Der histiogenetische Ausbau der Rinde beginnt mit der Strangordnung der Zellen (S.s.: 25 mm W., 31 mm V., 34 mm G., 35 mm Fl., 36 mm S.; O.a.: 18 mm S., 21 mm S.) und mit der Sonderung dichter gelagerter, kleiner Zellen an der Peripherie (S.c.: 30 mm W., 34, 35 mm G., 55 mm S.; E.c.: 70 mm S.), aus denen die Glomerulosaformation hervorgeht (S.c.: 61 mm S., 100 mm Fl.). Die Chromreaktion tritt bei S.c.: 110 mm S.; O.a.: 85 mm S.; E.c.: 370 mm S. auf. Auch beim Schwein und Schaf bietet sich der postembryonalen Entwickelung ein weiter Spielraum, ihre Ziele bedürfen keiner weiteren Erläuterung. Ihre Hemmung indessen bedingt häufiges Auftreten von leicht verständlichen Varianten bei älteren Föten, wie den Befund von Marksträngen und Inseln in der Rinde (Flint 1900, p. 190), von Rindenzellballen im Mark und andere derartige Unregelmäßigkeiten der Substanzverteilung (B.t. Pellegrino 1904), z. B. Liegenbleiben größerer Markabschnitte unter der Kapsel (Flint p. 190). Als sonderbare und vereinzelt dastehende Thatsache ist darauf hinzuweisen, daß bei schwarzen Schaftöten die Nebennieren dunkler, größer (Bonnamour 1905) und etwas schwerer (Langlois et Rehns 1899) sein sollen, als bei weißen. Delamare (1904) fand sie dagegen bei albinotischen Tieren nicht kleiner als bei farbigen (Vergl. die Befunde bei Negern p. 570.) Zwei Punkte bedürfen noch besonderer Erwähnung: der eine betrifft die Bildungsweise des Markes, der andere die der Glomerulosa. Auch bei den Huftieren und zwar beim Pferde kommt es (110 mm S.) nämlich zur Aufnahme größerer Sympathicusabschnitte, zu einer Hufeisenform der Rindensubstanz. Indessen tritt dieser Modus gegenüber der üblichen Ballenwanderung weit zurück, doch ist sein Vorkommen in so sehr verschiedenen Säugerordnungen und in so stark wechselnder Bedeutung, immerhin von einigem Interesse. Die Bildung der Glomerulosa ist nach Wiesel durch das Liegenbleiben von sympathischen Elementen bedingt. Ob hier die Aehnlichkeit der Rindenelemente in der späteren Glomerulosaregion und der Sympathogonien, auf die Soulié (S.s.: 55 mm) besonders hinweist, zu Täuschungen Anlaß gegeben habt müssen spätere Untersuchungen entscheiden.

Monotremen. Echidna (Keibel 1903, 1904) weicht in manchen Punkten nicht unwesentlich von dem Entwicklungstypus der Säuger ab. So wächst der Sympathicus schon zu einer Zeit (Stad. 42 Semon, A. L. III[10], 1894, N.-L. 5,25 mm) bis zur Berührung mit der Interrenalanlage ventralwärts, da diese noch nicht vom Cölomepithel abgelöst, vielmehr noch untrennbar mit ihrem Mutterboden verbunden erscheint (1904, Textfig. 31a). Anderseits hat sich die Zwischenniere bereits zu einem Strangnetz umgestaltet, deren Maschen Gefäße führen; sie ist also schon in die histiologische Differenzierung eingetreten. Das Nebeneinander des Sympathicus und des Interrenalorgans — ein Lepidosaurierstadium (s. p. 561) — dauert dementsprechend, anders also z. B. in der menschlichen Ontogenese, ähnlich wie es Soulié (1903) für die Vögel schilderte (s. p. 556) lange Zeit unverändert fort, und erst bei weit in der Entwicklung fortgeschrittenen Beuteljungen (Stad. 50, 51 Semon, A. L. III[10], 1894) läßt Keibel die sympathogenen Elemente, wie es scheint (1904, Textfig. 52b, c), in der Form discreter Haufen, in die Zwischenniere hineinwachsen. — Keibel (1904, p. 202) deutet die späte Vereinigung als phylogenetische Hindeutung auf die dauernde Trennung der interrenalen und phäochromen Komponente der Nebenniere bei den niederen Wirbeltieren.

Entwickelung des Gefäßapparates der Nebenniere. Wie in allen übrigen Wirbeltierklassen, so lagert sich die Zwischenniere auch bei den Säugern alsbald nach ihrer Entstehung mit ihren

Ballen und Strängen aufs innigste den weitlichtigen Venen an, die hier das Gewebe durchziehen — den Venae cava inferior, spermatica u. a. Diese Beziehung ist so auffällig, daß sie bekanntlich sogar die irrthümliche Ableitung aus dem perivasalen Stützgewebe veranlaßt hat (Gottschau 1883). Atkinson (1901) hat am Kaninchen die allmähliche Verengerung der weiten Venenräume verfolgt und nach dem Vorgange von Minot (1900) den Durchwachsungsprozeß von einfachen Endothelröhren als blutleitenden Wegen einerseits und von Zellenballen des Gewebes anderseits als Sinusoidbildung ähnlichen Vorgängen an die Seite gestellt, wie sie bei der Bildung der Leber, der Urniere u. s. w. beobachtet werden. In der That ist das frühe Auftreten, die überraschende Größe und Vielzahl der Gefäße ein häufig betontes charakteristisches Kennzeichen (Soulié 1903) der entstehenden Nebenniere, und die auch im Organe des ausgebildeten Tieres überaus innigen Beziehungen von Zelle und Gefäßwand, sowohl im Mark wie in der Rinde sind in Hinsicht auf die Funktion des Organs häufig nachdrücklich hervorgehoben worden.

Flint (1900) hat für den Schweineembryo eine ausgezeichnete Darstellung des werdenden Gefäßapparates gegeben, in deren Rahmen alle die verstreuten Einzelangaben der Autoren vorzüglich hineinpassen. Solange die Zwischenniere ein einheitliches, selbständiges Organ ist, wird sie von einem einfachen, aus kleinen Kapselarterien gespeisten Kapillarengeflechte durchzogen, dessen Blutinhalt durch ein etwas erweitertes Gefäß, die erste Andeutung der Centralvene, das Organ verläßt. Mit dem Heranwachsen werden die erst ungleichförmigen Netzmaschen regelmäßiger, und einige der zuführenden Aeste des Centralgefäßchens erweitern sich gleichfalls (S. s. 30 mm). Die einwandernden Sympathogonienballen werden von besonderen kleineren Arterien versorgt, die dem Kapselnetze entstammen und sich im Ballen zu einem engmaschigen Plexus von weit engeren Kapillaren auflösen, als sie in der Rinde vorkommen: beide Systeme anastomosieren zwar, sind aber deutlich zu trennen (35 mm). Die Corticaliskapillaren gestalten sich zu venösen Zweigchen um, die das Blut der Markballen aufnehmen. Noch sind die Sympathicusballen fern von der Centralvene, und dementsprechend ist diese noch von Rindenkapillaren umgeben (80 mm). Durch das Einwandern der Ballen werden die zuführenden Arteriolen — die Anlagen der Artt. medullae — zu langen, dünnen Aestchen ausgezogen, die ohne Verästelung und ohne Anastomosen die Rinde durchsetzen, bis sie ihren, jetzt etwa halbwegs zwischen Kapsel und Centralvene gelegenen Ballen erreichen. Im Corticalplexus werden die Maschen am äußeren Umkreise, zugleich und im Zusammenhang mit der Glomerulosabildung, enger (100 mm), indessen kommt es nicht, wie Arnold (1886) annahm, zu einer Glomerulusbildung im Sinne der Nierenglomeruli. Die Kapillaren der Streifenschicht ordnen sich zwischen den Zellensträngen speichenförmig an. Die Rindenkapillaren beginnen aus dem Centrum zu schwinden, werden von den Markballennetzen verdrängt, die sich nebeneinander, an und um die Centralvene lagern und mit deren Aesten in anastomotische Verbindung treten (120—130 mm). Gleichsinnig mit der Konfluenz der Ballen selbst geben auch die Kapillarnetze ihre Sonderung auf, der Venenbaum des Centrums wird komplizierter, erhält durch Erweiterung bestimmter Kapillaren Aeste zweiter (160 mm) und dritter Ordnung. Damit ist der Hauptplan der Gefäßanordnung erreicht: nur infolge strafferer

Ordnung und infolge von Vermehrung der Bahnen erfolgen noch Aenderungen (220 mm).

Es bezeichnen auch die Elemente des Markes, wie so viele andere Organe, noch durch ihre Versorgung mit den geradenweges durch die Rinde dahinziehenden Artt. medullae aufs deutlichste ihren ontogenetischen Lebensweg, der sie von außen durch die Rinde hindurch in das Centrum des Organs führte (FLINT). Es ist sogar nicht ausgeschlossen, daß sich aus der Anzahl der eintretenden Medullararterien die der ursprünglich gesondert einwandernden Markballen ermitteln ließe (FLINT), und so die vergleichende Angiologie die embryologischen Kenntnisse ergänzen könnte. Ob die so ausgesprochen gesetzmäßige Verlaufsrichtung der Kapillaren durch die Lagerung der Zellenbalken, ob umgekehrt diese durch jene bedingt werde, wird sich schwer ausmachen lassen: beide gehen in der That derart Hand in Hand, daß man an eine gemeinsame dritte, unbekannte Ursache denken muß.

Entwickelung des Nervenapparates der Nebenniere. Ueber die Entwickelung des nervösen Apparates der Nebenniere fehlen eingehende Untersuchungen. So viel allerdings steht fest, daß Sympathicusfasern stets zusammen mit den Sympathogonien einwandern (Fig. 375), für sich allein vielleicht schon früher als diese; daß weiter einzelne Sympathogonien sich innerhalb der Nebenniere zu Sympathoblasten und typischen Sympathicuszellen entwickeln können, bei den einzelnen Ordnungen allerdings in sehr verschiedener Anzahl — bei einigen Species sollen sie gänzlich fehlen (Maus, ROUD 1903, Kaninchen, Fledermaus, GOTTSCHAU 1883) — und offensichtlich ebenfalls unter erheblicher Verzögerung der Umwandlungserscheinungen gegenüber dem Ablauf im Bauchsympathicus.

Die prospektive Potenz der einwandernden Markballenelemente, sich in beiden Richtungen zu entwickeln, steht fest; ebenso aber, daß die prospektive Bedeutung der stets weitaus überwiegenden Mehrzahl dahin geht, sich zu Phäochromoblasten und phäochromen Zellen umzubilden.

Die Kenntnis der feineren morphologischen Einzelheiten erschließt erst das Verständnis für das Variieren im Aufbau des fertigen Organs. So gewinnt die Form der Rindenmarkgrenze bei den verschiedenen Tieren — in dem einen Fall eine einheitliche, in sich geschlossene Fläche, bei diesem Tiere fast gleichförmig glatt (z. B. Maus u. v. a.), bei jenem durch hohe Berge und tiefe Thäler aufs unregelmäßigste gestaltet und durch den Austritt des Markes unterbrochen (Kaninchen), in anderen Fällen überhaupt keine zusammenhängende Grenzfläche, sondern ein breites Grenzgebiet mit buntem Durcheinander von Substanzinseln aus Rinden- und Markgewebe (Rind, Schaf, Schwein DOSTOIEWSKY 1886, Hund, Löwe v. BRUNN 1872), ein Bild, das bereits ARNOLD (1866) und GRANDRY (1867) bekannt war und das schon RÄUBER (1881) mit den Verhältnissen bei den Vögeln vergleicht — eine wichtige historische Bedeutung. Man muß sie verstehen als Folgezustand des verschiedenartigen Ablaufes der Vorgänge, die bei den Säugern zur Markbildung führen.

Geschichtliches.

Unter den Vertretern der homogenetischen Bildungsweise der Nebenniere nimmt v. BRUNN (1872) für die beiden Substanzen zwei zwar örtlich getrennte, aber morphologisch gleichartige, mesenchymale Anlagen, also einen digenetischen Ursprung an. Seine Beobachtung läßt sich als Mißdeutung eines älteren Entwickelungsstadiums leicht in den Rahmen der heterogenetischen Auffassung einfügen. Dieser nähert sich auch die Darstellung von ROUD (1903), der die Anlage der gesamten Nebenniere wohl vom Cölomepithel ableitet, den sich unzweifelhaft beteiligenden Sympathicus aber ebendaher stammen läßt.

Schwieriger indessen sind die rein monogenetischen Vorstellungen einer Anzahl von Autoren (s. p. 462) mit den Thatsachen zu vereinen. Sicherlich

spielen hier zuweilen nicht ausreichende Beobachtungen eine Rolle. So entsteht nach Oscar Schultze (1897) bei den Fledermäusen die gesamte Nebenniere als Wucherung des Sympathicus und die corticale Substanz durch Differenzierung der einzelnen Zellenschichten (vgl. p. 572).

Bei weitem am häufigsten sind es jedoch nicht die ermittelten Thatsachen, sondern die Deutungen der Autoren, die von der dargestellten Auffassung abweichen.

Diesen Vorstellungen ist allen die Annahme gemeinsam, daß sich im Inneren des Organes sekundär das Mark aus den Zellen der ursprünglichen, einheitlichen Anlage differenziere. Zwar sind die Angaben über die Art und Weise recht spärlich (Janošik 1883, Aichel 1900), wie sich denn morphogenetisch durch Umordnung der Zellen, durch Eindringen von Bindegewebe Mark und Rinde scheide, und den meisten der bei dieser Gelegenheit geschilderten Vorgänge kann eine Rolle bei der wirklichen Markbildung rundweg abgesprochen werden. Und doch ist nicht zu leugnen, daß der monogenetischen Hypothese eine Anzahl von Argumenten besonderer Art zu Hilfe kamen.

Schon rein histiologische Momente bereiteten für die Annahme eines einheitlichen Aufbaues des Organes den Boden: sah man mit Gottschau (1883) von der Chromreaktion (Creighton 1879, Waldeyer 1875) und von der Oxyphobie der Markzelle ab, so verwischte sich der cytologische Unterschied zwischen Mark- und Rindenzelle; legte man auf die bei manchen Tieren verwirklichte Durchmischung beider Gewebe Wert, so schwand auch die grobe morphologische Grenze, und einem direkten Uebergange von Rinden- in Medullarstränge (Roud 1903) stand nichts mehr im Wege, obwohl schon Henle (1865) die Schärfe der Rindenmarkgrenze hervorgehoben hatte.

Embryologisch fand sich nun auch in der That, selbst bei recht alten Embryonen (Gottschau 1883, Marchand 1891, Valenti 1889, 1893, Aichel 1900), sogar bei neugeborenen Tieren kein „Mark" in dem geforderten, topographischen Sinne einer einheitlichen Binnensubstanz, bei Stadien also, die man wohl noch histiogenetischer Ausgestaltung, nicht aber mehr morphologischer Neubildung für fähig halten möchte. Das war denn auch der Hauptgrund für die Annahme einer endogenen Markbildung. Ihr kam erstens die scheinbare — relative — Zahlabnahme der Rindenzellen zu statten im Vergleiche mit der merklichen Zunahme der jungen Medullarelemente (Valenti 1893): natürlich schien sich somit deren, in Wirklichkeit durch den Zuwachs von außen her bedingte Vermehrung auf Kosten der interrenalen Zellen zu vollziehen. Zweitens fand man nie so viele als solche erkennbare Sympathicuszellen im Organe, als daß man alle Markzellen hätte aus ihrer Umwandlung ableiten können (Gottschau 1883): an Jugendformen aber dachte man nicht. Drittens konnte sich die Theorie auf die bunte Variabilität der Zellenformen besonders in der Mittelzone (Valenti 1893) stützen, in der man alle Arten von Uebergangszellen zwischen Rinden- und Markelementen zu finden meinte (Gottschau 1883, Valenti 1893, Roud 1903). Auf Grund der in der That überraschenden Aehnlichkeit der jungen Sympathogonien in und außerhalb der Nebenniere mit den sich lebhaft teilenden ebenfalls kleinkernigen, ebenfalls intensiv färbbaren Glomerulosazellen wurden beide Zellenarten identifiziert (Roud 1903) — wie denn auch sonst z. T. sehr entschuldbare Verwechslungen, sogar mit ganz heterogenen Bildungen [lymphoiden Zellen[1]) (Dagonet 1885)] vorgekommen sein mögen (Wiesel 1900) — und so befestigte sich die Ueberzeugung, daß alle Elemente der durchmischten, älteren

1) Minervini (1904) ist zweifellos sowohl bei seinen Untersuchungen am menschlichen Embryo, wie bei den anderen Säugerordnungen dieser Verwechslung in ausgedehntem Maße zum Opfer gefallen, zum Teil sicherlich der schlechten Fixation seines Materials halber (Mensch, Alkohol, p. 489; Hund, Müller'sche Flüssigkeit, p. 466). Er beschreibt nämlich bei allen übereinstimmend eine kleinzellige Masse zwischen beiden Interrenalkörpern „qui est sans doute un amas d'éléments lymphoïdes entourant l'aorte et la veine cave" (p. 465), die die Organe wie eine Brücke verbindet (Cavia 22, 26 mm, Canis 48—50 mm, Homo 33, 40, 80 mm), und in der sogar (Homo 40 mm) Sympathicusstränge zu finden sind! In diesem Lymphgewebe hat er auch den Beginn der Differenzierung gesehen, aber nicht richtig erkannt (p. 471). In den Blutgefäßglomeruli, die er teils nur in der Peripherie (Canis 48—50 mm, Homo 60 mm, 7. Monat), später auch in etwas tieferen Schichten (Homo 80 mm) auffindet, erkennt man nach seiner ausführlichen Beschreibung (p. 472) und Abbildung (Fig. 12, Taf. XII) unschwer Sympathogonienhaufen und Nerven, die im Einwandern begriffen sind. Wo keine Glomeruli beschrieben sind (Homo 33 mm), findet man doch wenigstens Lymphzellenherde erwähnt, die natürlich nichts anderes als ebenfalls mißdeutete sympathische Elemente sind (vgl. die Angaben von Kose 1904 bei Vögeln, s. p. 558). Leider sind nicht alle monistischen Auffassungen ebenso leicht zu widerlegen.

Nebennieren einer Gewebeart seien (ROUD 1903). So stempelte man das Mark zu einem Derivat der Rinde, und GOTTSCHAU (1883) komplizierte die Anschauung noch durch die Vorstellung, daß ständig eine Regeneration der zu Grunde gehenden inneren Schichten vom äußeren Umkreise her statthabe. Diese Idee konnte alsbald CANALIS (1887) durch den Nachweis mitotischer Eigenvermehrung der Marksubstanz widerlegen, genau so wie der Mitosenfund in allen Rindenschichten (GOTTSCHAU 1883, CANALIS, 1887, BARDIER et BONNE 1903, MULON 1903, FUHRMANN 1905) die selbständige physiologische Regeneration der corticalen Zellen bezeugte.

Zwischen dem Auftreten der Zwischenniere und der zweifellos sichergestellten und auch von Vertretern der Homogenie (GOTTSCHAU 1883, VALENTI 1889, JANOŠIK 1883, AICHEL 1900, ROUD 1903) anerkannten Einwanderung von Sympathicusteilen schien ein viel zu langer Zeitraum (VALENTI 1889) verstrichen zu sein, als daß diese sich noch an der Bildung wesentlicher Teile des Organes sollte beteiligen können: besonders da, infolge der raschen Ausbreitung, z. B. unter der Kapsel, nicht überall dort Sympathicusmassen dem Umfange außen anlagen, wo im Inneren sympathicusähnliche Elemente zu sehen waren (FLINT 1900). So fand man sich mit dieser Erscheinung dahin ab, daß ihnen allein die sympathischen Nervenzellen, mit denen die eindringenden Elemente sich durch alle Zwischenstufen verknüpfen ließen (ROUD 1903), nicht aber die Markzellen (AICHEL 1900) ihren Ursprung verdanken sollten. Ueber das große Mißverhältnis zwischen der Ueberzahl der einströmenden Elemente und der oft so minimalen Minderzahl der Nervenzellen (WIESEL 1902) im fertigen Organ glitten die Autoren meist schweigend hinweg. Nur MINOT (1894) ließ die Zellen später verschwinden, einen Vorgang, in dem man mit Leichtigkeit ihre Metamorphose in die so viel weniger auffallenden späteren Entwickelungsstufen wiedererkennt. Im wesentlichen bleibe, so lautete die Lehre, der Sympathicus von der Nebenniere scharf getrennt (GOTTSCHAU 1883), was ja bei Vernachlässigung oder anderer Deutung der oft sehr spärlichen Einströmungsöffnungen (ROUD 1903) vollkommen richtig ist. Ein allmähliches Durchwandern in wesentlichem Umfange bestritt ROUD (1903) mit einigem Schein von Recht, denn er mußte dank der Eigenart seines einzigen Untersuchungsobjektes, der Maus, natürlich die Anschauung vertreten, daß das Mark auf einmal in einheitlicher Masse im Organinneren erscheine (s. p. 573). Nun blieb in der That, da man den inneren Zusammenhang mit dem Einwachsen von außen her nicht richtig wertete, die cytologische Aehnlichkeit der jungen Markvorstufen mit den embryonalen Sympathicuselementen kein hinlänglicher Grund mehr für ihre Indentifizierung (VALENTI 1893). Als letzte Frage dieser Gedankenrichtung entstand dann der Zweifel ROUD's (1903), ob alle phäochromen Zellen, auch die der Carotisdrüse z. B., identischen Ursprunges, ob sie wirklich integrierende Bestandteile des Sympathicus, und diesem nicht vielleicht nur sekundär angelagert seien. Gefördert wird diese Unsicherheit allerdings durch die Beobachtung, daß man weder beim Embryo, noch beim Erwachsenen, — trotz der Angaben von PFAUNDLER (1892) — Uebergangszellen zwischen den phäochromen Elementen und den sympathischen Nervenzellen, ja unter Umständen überhaupt nur sehr wenige oder gar keine (?) [s. p. 577] Nervenzellen in der Nebenniere zu finden vermochte, während sie mitunter zahlreich vorhanden waren (Mensch, Kalb ROUD 1903). Beide Thatsachen lassen sich natürlich heute durch den Stammbaum der Sympathicusderivate (s. p. 460) und die Möglichkeit quantitativer (?) Umwandlung aller Sympathogonien in phäochrome Zellen ohne weiteres erklären.

Keines von allen Argumenten der Homogenetiker bedarf im Lichte des dargestellten Werdeganges einer eingehenden Widerlegung. Unüberwindliche Schwierigkeiten erwachsen ihrer Lehre aus den kraftvollsten Stützen der heterogenetischen Anschauung: aus der Erkenntnis des wurzelhaften Zusammenhanges des phäochromen Systems und des Sympathicus und aus der phyletischen Entwickelung der Nebennierensysteme im Lichte des biogenetischen Grundgesetzes.

IV. Die Beizwischennieren und Beinebennieren.

Die Anatomie und Histiologie der accessorischen Interrenalkörperchen oder der Beizwischennieren und der accessorischen Nebennieren oder der Beinebennieren ist bei den Säugetieren besser als in jeder anderen Klasse erforscht. Sind doch die Beizwischennieren bei Tieren (Hund) schon seit PH. JAC. HARTMANN (1699), beim Menschen seit MORGAGNI (1733, veröffentlicht 1740) und DU VERNOI (1739 und 1740, veröffentlicht 1751, besonders gut beschrieben 1751[*])

bekannt[1]). Ueber ihre Entwickelung aber liegen auch hier nur äußerst lückenhafte Beobachtungen vor; haben doch derartige Untersuchungen mit der überaus bunten Mannigfaltigkeit in Vorkommen, Sitz und Bau dieser allerdings ungemein häufigen[2]), zum Teil sogar typischen Gebilde zu kämpfen. Um so aufmerksamer ist darauf zu achten, daß sich nicht unbewiesene Hypothesen in die Lücken der thatsächlichen Kenntnisse eindrängen. Eine morphologische Einteilung nach genetischen oder histiologischen Merkmalen läßt sich heute noch nicht durchführen. Topographisch kann man unscharf drei Gruppen unterscheiden, nämlich die Beizwischennieren

1) der Nebennieren- und der Nierenregion (AICHEL 1900, PICK 1901),
2) des Retroperitonealraumes der intermediären Strecke (PICK 1901),
3) der Genitalregion (AICHEL 1900, PICK 1901).

1) Beizwischennieren der ersten Gruppe beobachteten[3]):

a) in der Rinden- und Markssubstanz der Nebenniere selbst: NAGEL (1834, 1836), BERGMANN (1839, vergl. RÄUBER 1881, p. 7), WALLMANN (1859), ROKITANSKY (1861), ARNOLD (1866), GRANDRY (1867), RÄUBER (1881), MARCHETTI (1904) [vergl. p. 568 und 584];

b) am Hauptorgane, in der Kapsel, im umliegenden Bindegewebe: HARTMANN (Canis fam. 1699), DU VERNOI[4]) (1739, veröffentlicht 1751, Erinaceus europaeus 1751*), OTTO (1816), SEBASTIAN (1836, Einführung der Bezeichnung Renes succenturiali accessorii), HUSCHKE (1844), WALLMANN (1859), ROKITANSKY (1861), KÜHN (1866), TARUFFI (1866), CREIGHTON (1879, Equus caballus), MARCHAND (1883), D'AJUTOLO (1884), CHIARI (1884), DAGONET (1885), ORTH (1889), SCHMORL (1891), ABELOUS et LANGLOIS (Cavia cobaya 1892), ROLLESTON (1895), ULRICH (1895), HULTGREN und ANDERSSON (Lep. cun. und Fel. dom. 1899), STECKSÉN (1902), MARCHETTI (1904);

c) an und in der Niere: DU VERNOI (1740, veröffentlicht 1751), ROKITANSKY (1861), KLEBS (1876), WIEFEL (1883), GRAWITZ (1883, 1884), BIECK (1886), CACCIOLA (1885), METZNER (1888), VALENTI (1889), STILLING (Lep. cun. 1889), BENEKE (1890), HORN (1891), AMBROSIUS (1891), ASKANAZY (1893), LUBARSCH (1894, 1894*), ULRICH (1895), MANASSE (1896), RAU (1896), RICKER (1896), BUDAY (1898), KELLY (1898), BUSSE (1899), R. MEYER (1901), HIRSCH (1902), MARCHETTI (1904); diese Gebilde sind so häufig, daß besonders in pathologisch-anatomischen Schriften oft genug Beobachtungen der Art gelegentlich erwähnt werden.

d) an Gefäßwänden: Art. suprarenalis: MORGAGNI (1740); Vena cava: STILLING (Lep. cun. 1889), VELICH (Cavia cob. 1897), SOULIÉ (Lep. cun. 75 mm, 1903); Vena suprarenalis: DU VERNOI (1739 veröffentlicht 1751), SCHMORL (1891), Vena renalis: ABELOUS et LANGLOIS (Mus decumanus 1895), HULTGREN und ANDERSSON (Lep. cun. 1899); zwischen Vena cava und Aorta: CANALIS (1887 Lep. cun.)

---

1) Die älteren Angaben von PICCOLHOMINUS (1586), VESLINGIUS (1637), BARTHOLINUS (1643), MOLINETTUS (1650), RHODIUS (1661), DIEMERBROECK (1672) sind als unsicher zu betrachten. Siehe die Litteraturangaben bei MORGAGNI (1740) und DU VERNOI (1751).

2) SCHMORL (s. bei BENEKE 1890) findet sie bei 92 Proz. [nicht 9,2 Proz. — HILDEBRAND (1894)] aller Sektionen und rechnet dabei (ROSSA 1898) noch nicht einmal die der Nebenniere selbst und die an der Unterfläche der Leber mit. WIESEL (1899) sieht sie bei 76,5 Proz. aller Genitalien neugeborener Knaben; AICHEL (1900) vermißt sie in keinem einzigen Ligamentum latum neugeborener Mädchen. Hier fand sie allerdings R. MEYER (1901) nur in 10 Proz. der Fälle, und auch ASCHOFF (1903) widerspricht AICHEL und weist auf die Möglichkeit von Verwechslungen mit Phäochromkörperchen hin. STECKSÉN (1902) fand nur bei 2 von 50 Leichen keine makroskopisch wahrnehmbaren Knötchen.

3) Dieses Verzeichnis erhebt besonders in den Punkten 1 a, b, c keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Wo kein Tiername vermerkt ist, bezieht sich die Angabe auf den Menschen.

4) Die Angabe von KÜHN (1866), DU VENROI habe die Beizwischennieren zuerst Renes succenturiati genannt und dieser Name sei später auf den Hauptkörper übertragen worden, beruht auf einem Irrtum. Die Bezeichnung findet sich für die Nebenniere schon bei BAUHIN und CASSERIUS, sowie bei PERRAULT (1676).

e) im Plexus solaris oder renalis: ROKITANSKY (1861), BRIGIDI (1882), DOSTOIEWSKY (1886), STILLING (1889, 1890), PILLIET (1890), JABOULAY (1890), SCHMORL (1891), ULRICH (1895);
f) zwischen Colon transversum und Milz: SCHMORL (1891);
g) im rechten Leberlappen: SCHMORL (1891), OBERNDORFER (1900);
h) im Pankreas: RIBBERT (1895).

2) Beizwischennieren der zweiten Gruppe beobachteten:
a) im retroperitonealen Gewebe unterhalb des unteren Nierenpoles: MARCHAND (1883), CHIARI (1884);
b) längs der Vena spermatica interna: CHIARI (1884), DAGONET (1885), MICHAEL (1888), BENEKE (1890), SCHMORL (1891), LUBARCH (1894), MARCHETTI (1904);
c) am Ileopsoas in der Höhe des Beckenkammes: R. MEYER (1898);
d) an der Synch. sacro-iliaca: D'AJUTOLO (1886),

3) Beizwischennieren der dritten Gruppe beobachteten:
I. beim männlichen Geschlecht:
a) am Samenstrang in seinem ganzen Verlaufe (oberhalb, unterhalb, im Leistenkanal): WEILER (1885), D'AJUTOLO (1886), MICHAEL (1888), SCHMORL (1891), FRIEDLAND (1895), ULRICH (1895), LOCKWOOD (1899);
b) zwischen Hoden und Nebenhoden: DAGONET (1885), PILLIET (1891), WIESEL (1899), WIESEL (Mus decum. 1899 1899*), REGAUD (Lepus cuniculus 1899), LOISEL (Passer domesticus 1904, s. p. 523);
c) im Rete testis: ROTH (1899), WIESEL (1899);
d) in der Paradidymis: ASCHOFF (1899);

II. beim weiblichen Geschlecht:
a) im Ligamentum latum: MARCHAND (1883), CHIARI (1884), DAGONET (1885), GUNKEL (1887), MICHAEL (1888), BENEKE (1890), MARCHAND (1891), PILLIET (1891), ULRICH (1895), PILLIET et VEAU (1897), R. MEYER (1898), ROSSA (1898), GOTTSCHALK (1898), TARGETT (1898), WEISS (1898), ASCHOFF (1899), SCOTT-WHARTIN (1900), AICHEL (1900, 1900*), PICK (1901);
b) an der Tube: ROSSA (1898), PICK (1901);
c) in den Ovarien (??): LODI (1902), MARCHETTI (1904), MARCHETTI (Cavia cobaya 1904).

Man kann eine primäre und eine sekundäre Entstehungsart von Beizwischennieren unterscheiden: die sekundären lassen ihren Ursprung auf das Hauptorgan zurückführen, sind Derivate des Hauptkörpers, die primären entstehen selbständig und unabhängig vom Hauptorgan (autochthon und autonom PICK 1901).

Ein Teil der Derivate des Hauptorgans kommt — das ist durch Beobachtung sichergestellt — auf dem rein mechanischen Wege der Absprengung zu stande, ein anderer verdankt umschriebenen Wachstumsprozessen seine Entstehung.

Bei der Absprengung spielt das Einwachsen der Markballen mit ihren Zellen, Nerven, Gefäßen und ihrem Stützgewebe eine leicht verständliche Rolle. Sie zerklüften gleichsam die Zwischenniere an den Eingangspforten, hierbei werden kleine Rindenpartieen häufig von dem andringenden Gewebe völlig umflossen (vergl. Fig. 373) und so aus ihrem Zusammenhange herausgelöst (WIESEL 1900, 1902: Mensch 17 mm, 60 mm, Schwein 63 mm; KOHN 1903: Mensch 24 mm; JANOŠIK 1883: Kaninchen 25 mm; INABA 1891: Maus 3 Tage alt). Die Seltenheit von Beizwischennieren lateral vom Hauptorgane führt WIESEL (1902, p. 513) denn auch darauf zurück, daß der Anprall der Sympathicusmassen wesentlich die mediale Fläche treffe. — Nicht selten schnürt auch ein stärkerer Bindegewebezug (Fig. 372) für sich allein (Schwein 40 mm, VALENTI, WIESEL) einen mehr oder minder umfangreichen Abschnitt vom Interrenalorgan ab (Segmentation (?) DAGONET 1885). In dieser Weise — durch eine „mesenchymale" Kapsel — denkt sich auch SOULIÉ (1903, p. 189) die von ihm vielfach beobachteten Derivate der ursprünglich sehr langen, umfangreichen Rindenanlage entstanden.

So sicher nun auch die Möglichkeit besteht, daß solche Absprengungen sich später wieder mit dem Hauptorgan vereinigen können, so einleuchtend scheint anderseits, daß unter dem Einfluß uns noch unbekannter „Zufälligkeiten" einzelne den Anschluß versäumen und als Hemmungsmißbildungen dauernd von dem Hauptorgan getrennt bleiben können. Genau ebenso können durch pathologische Bindegewebeneubildung, z. B. bei Syphilis, auch im späteren Leben solche Gebilde entstehen [Oberndorfer (1900)].

Die zweite Art der sekundären Entstehung von Beizwischennieren — die Abtrennung infolge umschriebener Wachstumsprozesse (Propulsion Dagonet 1885) — läßt sich nicht unmittelbar erkennen, sondern nur durch vergleichende Beobachtungen erschließen; indessen wirkt auch hierbei, wenigstens in den späteren Stadien, das Bindegewebe in einer Art von Abschnürungsprozeß mit. Das eine Extrem der in dieser Weise entstehenden Körperchen bilden leicht umschriebene Vorwölbungen über die Organoberfläche (partielle Hyperplasieen Virchow, Geschwülste, Bd. III, p. 91), in die sich das Rindenparenchym ohne Abgrenzung hineinerstreckt. Das andere Extrem sind richtige Beizwischennieren, die mit ihrer eigenen Stützgewebekapsel neben dem Hauptorgan liegen. Beide Endformen aber sind durch eine Unzahl aller nur denkbaren Zwischenstufen verbunden: ohne stärkeres Hervortreten über die Oberfläche grenzt sich durch kurze, starke, von der Kapsel ausstrahlende Scheidewände ein umschriebener Teil des Zwischennierengewebes zur Hälfte, zu drei Vierteilen seines Umfanges von dem Ganzen ab, bleibt aber noch durch eine bald breite, bald schmale Brücke mit diesem verbunden. Mit dieser Abgrenzung kombiniert sich die pilzförmige (Dagonet 1885) Erhebung über die Kapseloberfläche in verschiedensten Abstufungen: dabei wird die Brücke zum Stiel von mannigfach wechselnder Länge und Breite. Wird dieser durch Wucherung des Bindegewebes der Umgebung durchschnürt, so ist aus dem Gebilde eine richtige freie Beizwischenniere geworden. Eine Grenze ist hier schwer und nur willkürlich zu ziehen: der allmähliche Uebergang in der Formenreihe verwischt auch in diesem Sinne (vergl. p. 452) die Schärfe der Bezeichnung „Nebenkörperchen". Anderseits ergiebt sich aus dem Vergleiche der verschiedenen, oft zusammen vorkommenden Formen ohne weiteres die Vorstellung, daß man es in den schärfer abgesetzten und allseitig begrenzten Gebilden mit vollkommener ausgestalteten, ausgewachsenen, älteren Körperchen, in den nur teilweise und unscharf vom Parenchym des Hauptkörpers gesonderten mit noch jugendlichen, unfertigen Gebilden einer Entwickelungsreihe zu thun habe. Beweisende Beobachtungen über das Werden dieser atypischen Formen ließen sich nur durch numerischen Vergleich der relativen Mitosenzahl liefern. Sie sind an der Nebenniere von Erwachsenen und Greisen häufiger, oft multipel [Marchetti (1904)], seltener bei Föten und jugendlichen Individuen: so mögen sie also nur zum Teil embryonal, wesentlich erst postembryonal, um das Lebensalter von 30 Jahren herum [Dagonet (1885)] entstehen: zumal man auch bei älteren Individuen Körperchen findet, die genau so „jugendlich" aussehen, wie die bei ganz jungen Kindern (Stecksén 1902).

Die älteren Autoren (Kühn 1866, d'Ajutolo 1884) rechneten bei der Ableitung der Nebenkörperchen lediglich mit der sekundären Entstehungsart und betrachten sie als Erhaltung und Fortbildung der Lappung der embryonalen „Nebenniere".

Die Annahme einer primären oder autonomen Entstehung von Beizwischennieren gründet sich auf Befunde in der Zwischennierenzone jüngerer und älterer Embryonen: auch beim Säugetiere scheidet sich diese in eine Unterzone der dauernden und einer wesentlich kaudalwärts gelegenen Unterzone vergänglicher Anlagen. In jener erreichen zwei der Körperchen, die Anlagen der Hauptorgane, eine bedeutende Größe, sei es durch Konfluenz vieler Einzelknospen, sei es durch excessives Wachstum eines Paares, und grenzen sich durch Kapselentwickelung von der Umgebung ab. Neben und unabhängig von ihnen finden sich aber noch in wechselnder Zahl kleinere Zwischennierenknötchen vor [VALENTI (1889), Kaninchen, Schwein]. Nach JANOŠIK (1883) zerfallen an ihrem kaudalen Ende die Nebennieren geradezu in einzelne Zellenhaufen (Schwein). Mögen diese nun auch zum größten Teile und in der Mehrzahl der Fälle später ihre Selbständigkeit einbüßen, der Degeneration verfallen oder sich dem Hauptorgan nachträglich anschließen, so können sie doch in einzelnen Fällen das gewöhnliche Ziel ihres Lebens überdauern und zu Anlagen von Beizwischennieren werden [VALENTI (1889)]: es hemmt gerade das Zwischenwachsen von Sympathicusmassen z. B. mitunter, wie aus FUSANI's Darstellung (1893) für die Maus hervorgeht, die Vereinigung mit dem Hauptkörper, und WHITEHEAD (1903, p. 355) sah einmal bei einem jungen, 8 mm langen Schweineembryo die Anlage durch die weit medialwärts vorragende Urniere im mittleren Drittel „mechanisch“ unterbrochen.

Der Vorstellung, daß außer der an erster Stelle geschilderten sekundären auch noch eine andere, die primäre, Bildungsweise zur Entstehung von Beizwischennieren führen könne, kommen zwei Momente zu gute: die Marklosigkeit der so weitaus überwiegenden Mehrzahl aller Nebenkörperchen, die ein autonomer Ursprung ohne Schwierigkeit zu erklären vermag, und das Vorkommen von Beizwischennieren bei solchen Tieren, deren Hauptorgane eine so starke Zerklüftung, wie beim Menschen z. B., gar nicht erleidet (Kaninchen).

ROUD (1903) hat sich neuerdings für eine Art autonomer Entstehung von Beizwischennieren ausgesprochen, in der Weise, daß sie gemeinsam mit dem Sympathicus aus besonderen Wucherungsbezirken am Mesenterialwinkel hervorgehen sollen, die er ihrer Lage nach als „ébauche prévasculaire“ bezeichnet. Zwingende embryologische Beweise giebt er nicht, doch kommt diese Ansicht — abgesehen von der Ursprungsgleichheit mit dem Sympathicus — den theoretischen Vorstellungen recht nahe, die der gegebenen Darstellung zu Grunde liegen.

Seltsamerweise aber gestatten, so mannigfach verschieden die topographische und histiologische Zukunft der so entstandenen Körperchen ist, weder ihre Lage, noch ihr Aufbau im Einzelfalle heute zu entscheiden, welcher Entstehungsart die einzelnen Kategorieen ihren Ursprung verdanken.

Lediglich für die Beizwischennieren der Nebenniere selbst (s. p. 580, 1 a) kann die sekundäre Natur sicher behauptet werden. Sie entwickeln sich am äußeren Umfange oder an der inneren, dem Mark zugewandten Fläche der Rindenschale, je nach dem die Energie der abschnürenden Kraft in dem einen, die des Wachstums im anderen Falle centrifugal- oder centripetalwärts gerichtet ist, und besonders im zweiten Falle liefern sie die interessanten Bilder von Interrenalkörperchen im Markgebiete. WIESEL (1902) beschreibt solche von Neugeborenen und von einem 4-jährigen Kinde: sie zeigten am Umfange Glomerulosaformation und ordneten sich immer kugelförmig um eine

Arterie oder einen Nerven, deren Einwachsen er als Ursache der passiven Einstülpung betrachtet. Zuweilen hängen die Körperchen noch durch einen Stiel mit der übrigen Rinde zusammen, im anderen Falle haben sie sich gänzlich abgelöst.

Ganz ähnliche Bilder aber kommen durch die Hemmung des normalen Lokalisationsverlaufes der Nebennierenkomponenten bei der Markbildung zu Stande (s. p. 568): denn auch in solchen Fällen handelt es sich um Auftreten von Rindenzellen und Rindenzellenkomplexen im Markgebiete, allerdings in der Regel kombiniert mit dem Funde von phäochromen Zellenhaufen inmitten des Rindengewebes. Solche Vorkommnisse sind beim Menschen und bei Tieren schon lange bekannt (Wallmann 1859, Rokitanski 1861, Henle 1865, Arnold 1866) und seitdem von einer großen Anzahl von Autoren (Holm 1866, Räuber 1881, Dostoiewsky 1886 u. v. a.) erwähnt worden. Kühn (1866) erblickte noch einen durchgreifenden Unterschied zwischen beiden Kategorieen in dem vermeintlichen Markgehalt (s. p. 587), der wahren accessorischen Gebilde im Gegensatz zu den „marklosen Versprengungen“. Heute, da diese Scheidung naturgemäß nicht aufrecht erhalten werden kann, scheint die einzige Möglichkeit einer Trennung in dem mehr zufälligen Merkmale zu liegen, daß bei jenen die Ursache der Heterotopie wie in den oben geschilderten Fällen Wiesel's (1902) sinnenfällig vor Augen liegt, bei diesen aber nicht.

Auch für die meisten Beizwischennieren der sympathischen Geflechte ist die Entstehung auf dem Wege früh-embryonaler Absprengung durch Markballen sicher beobachtet worden.

Schon bei geringer Entfernung vom Hauptorgan kann eine sichere Entscheidung über primäre oder sekundäre Entstehung der Nebenkörperchen nicht mehr getroffen werden: es können die Gebilde in der nächsten Umgebung der Nebenniere sowohl primärer, als sekundärer Natur sein (Pick 1901). Bei der Mehrzahl von ihnen handelt es sich indessen wahrscheinlich um Derivate, und zwar um spät-fötal und postfötal entstandene, die durch ihre Entwickelungszeit auf die nächste Nähe ihrer Heimat beschränkt sind.

Dieser Beschränkung ihres Sitzes unterliegen die früh-embryonal sekundär und die autonom entstandenen nicht: jene können an allen möglichen Fundorten, diese an allen, lediglich mit Ausnahme des Hauptorgans selbst, angetroffen werden. Mögen sie nämlich wie immer auch entstanden sein: selbst ohne positive Befunde — und solche sind naturgemäß hier in hohem Grade vom Zufalle abhängig — ist bei den nahen syntopischen Beziehungen zwischen dem werdenden Interrenalsystem einerseits und der Leber, dem Pankreas, der Nachniere, der Keimdrüse [Kaninchen 14 Tage Janošik (1883), 12,5 mm Soulié (1903), Mensch R. Meyer (1901)], den Venen [Soulié (1903) Kaninchen 75 mm] und dem Stützgewebe dieser Organe anderseits die Möglichkeit des An- und Einschlusses von Beizwischennieren ohne weiteres einleuchtend. Durch Beobachtung verbürgt und so als Beispiel am wichtigsten sind die Folgen der Nachbarschaft, die sich bei allen untersuchten Säugetieren zu irgend einer Zeit (s. p. 530) zwischen Mesonephros und Interrenalorgan entwickelt. Wiesel (1899) hat auf ihre Bedeutung für den Menschen (28 mm) ausdrücklich hingewiesen, und Aichel (1900) hat dann bei einem weiblichen Embryo aus der 10. Woche ein isoliertes Knötchen der Art beiderseits in der Mitte des Wolff'schen Körpers gesehen.

Mit dem Descensus der Keimdrüsen können solche Beizwischennieren weit fort von ihrem ursprünglichen Sitze verschleppt werden (Marchand 1883). Dabei ist es nahezu gleichgiltig, ob ihr Anschluß an die Venen (Marchand 1883), das Keimorgan selbst [Gottschau (1883, Chiari (1884), Dagonet (1885), Marchand (1891), Rossa (1898)] oder die Urniere (Aichel 1900) enger gewesen: nur prägen sich naturgemäß die ehemaligen topographischen Beziehungen aufs deutlichste in der Syntopie an der neuen Lagestätte wieder aus. Bleiben sie aus irgend welchen uns unbekannten „Zufälligkeiten" am Wege liegen, so entstehen die Nebenkörperchen der intermediären, vollenden sie den Weg, so bilden sie die der genitalen Sphäre. Und so findet man denn in der That schon bei Früchten von 3, 4 (Aichel 1900), 5 (Marchand 1883) Monaten z. B. im breiten Mutterbande accessorische Interrenalkörperchen vor.

Es dürfen also keinesfalls die fern der Nebenniere gefundenen Gebilde wesentlich auf die Erhaltung autonomer Knospen bezogen werden, wenngleich erstens die ursprünglich den Bereich des Hauptorgans so weit überragende Zwischennierenzone und zweitens Rossa's (1898) und Pick's (1901) Funde von Jugendformen der Beizwischennieren an so entlegener Stelle, wie dem Eileiter, zu dieser Ansicht verführen könnten. Die Ausdehnung des Gesamtbereiches der Nebenkörperchen kann nicht etwa als Marke für die primäre Länge der Interrenalzone des Cölomepithels dienen [vergl. Giacomini (1902†), p. 52, Ulrich (1895)]. Die wichtige Untersuchung, ob vielleicht einzelne der typisch gelagerten Gebilde autonom entstanden sind, steht noch aus. Ein beachtenswerter Fingerzeig liegt in dem beiderseitigen symmetrischen Vorkommen einiger Gebilde [Aichel (1900) Urniere, Roth (1889) Rete testis, am Ovarium, Marchand (1891) Lig. latum, Orth (1889), Drüner: Niere (mündliche Mitteilung)], das bei Derivaten des Hauptorgans sich nur recht künstlich würde erklären lassen.

Die histiologische Zukunft der Beizwischennieren erscheint uns — mangels besserer Kenntnisse — von der Topographie, wie von der Genese in hohem Grade unabhängig: das Variieren in ihrem Aufbau erstreckt sich wesentlich auf die Schichtenbildung.

Ontogenetisches Geschehen und seine Reproduktion bei der Regeneration berechtigen zu der Annahme, daß Mangel jeglicher Schichtung die Jugendformen kennzeichne. Solche ungeschichteten jugendlichen Körperchen haben Rossa (1898) und vor allem Pick (1901) in seiner mustergiltigen Darstellung der normalen und pathologischen Anatomie der Beizwischennieren der Genitalregion unzweifelhaft festgestellt — dies ist besonders dem Widerspruch von Meyer (1901) und Aschoff (1903) gegenüber zu betonen. Prädestinierte diese Gebilde sowohl ihr entlegener Fundort, wie ihr Bau förmlich zu Beweismitteln für die autonome Entstehungsweise: so läßt sich doch der Einwurf kaum entkräften, daß es sich auch hier um sehr früh-embryonal entstandene Derivate, um unentwickelt verschleppte Körperchen handeln könne, die in diesem Zustande an ihrer neuen Lagestätte verharren. Hier fließen die Vorstellungen der primären und der sekundären Entstehung insofern zusammen, als die Entscheidung, von wann ab man z. B. den aus Einzelknospen konfluierenden Hauptkörper als Einheit zu betrachten habe, mehr oder weniger willkürlich ist.

Am regelmäßigsten ist in den Körperchen die Fasciculata anzutreffen, häufig eine Andeutung der Glomerulosa, seltener eine ausgesprochene Reticularis, am seltensten die vollkommene Dreischichtung der normalen Rinde. Die wie immer isolierten jungen Keime können sich zweifellos selbständig analog dem Hauptorgane ausgestalten. Anderseits können Derivate des bereits differenzierten Hauptkörpers ebenfalls das Bild vollkommener geweblicher Ausgestaltung liefern: und so meint denn Wiesel (1900, p. 140), der die Glomerulosa als Mischprodukt von Rindenzellen und liegen bleibenden Sympathogonien auffaßt, alle glomerulosahaltigen Körperchen als spät-embryonale Derivate deuten zu müssen, während alle Beizwischennieren ohne Glomerulosa frühzeitiger entstanden seien. Ist, wie wir vorläufig mit Flint (1900) und Soulié (1903) annehmen, die Bildung der äußersten Rindenschicht unabhängig vom Sympathicus, so versagt, wie alle anderen, auch dieser histiologische Anhaltspunkt des Aufbaues für die Beurteilung der Genese.

Gewährt somit weder der Sitz noch der Bau einer Beizwischenniere eine Handhabe, um zwischen einer „Nebennierenabsprengung" einerseits und einer „wirklichen accessorischen Nebenniere" — als einer durch Fehler der embryonalen Bildung bedingten (Marchetti 1904) Bildung — zu unterscheiden (Orth 1899, Marchetti 1904), können diese vielmehr ebensogut durch „Nebennierenabsprengung" entstehen wie jene, nur daß der Mechanismus nicht wie in jenem Falle noch nach Lage und Verbindung mit dem Hauptorgan augenfällig ist, so schrumpft diese scheinbar scharfe genetische Einteilung zu einer unscharfen topographischen zusammen.

Die Zukunft der Beizwischennieren beansprucht ein weitgehendes theoretisches, wie praktischen Interesse: teils gehen sie einem progressiven, teils einem regressive Schicksale entgegen. Sie können, wie oben erwähnt, parallel dem Hauptorgan, sei es zu gleicher, sei es zu späterer Zeit erwerben, was ihnen an histiologischer und cytologischer Ausbildung noch mangelt (Marchand 1883, 1891). Sie können den Funktionsausfall des Hauptorganes kompensatorisch durch eine in der Bahn des Normalen ablaufende Vergrößerung ersetzen [Stilling (1889), Roth (1889), Wiesel (1903), Abelous et Langlois (1895), Rolleston (1895), Marchetti (1903), Velich (1897)]. Sie können in eine pathologische Geschwulstbildung eintreten und Hyperplasieen oder echte Neubildungen erzeugen, z. B. hypernephroide Geschwülste in der Niere (Grawitz 1884 und viele andere) und im Ligamentum latum (Pick 1901). Für die Genese solcher Tumoren ist es von großem Interesse, auf die Funde von Phäochromkörperchen an eben diesen Lagestätten (Ligamentum latum, Aschoff 1903, Niere Kohn 1903, p. 290) hinzuweisen, deren Kenntnis die Sachlage allerdings noch verwickelter erscheinen läßt, als es bisher der Fall war.

Anderseits ist durch vergleichende Beobachtung das Vorkommen regressiver Prozesse festgestellt, teils in der Form einer förmlichen Zersprengung der Körperchen, durch einwachsende Blutgefäße etwa, teils unter Cystenbildung durch centralen Verfall. So fand Hanau nach Ulrich's (1895) Angabe niemals bei mehr als 3 Jahre alten Kindern accessorische Gebilde an den Vasa spermatica, und Wiesel (1899) bei Kindern über 2 Jahren nie mehr ausgebildete Beizwischennieren am Nebenhoden, dagegen mitunter Zellengruppen von Fasciculatabau. So gehen die Jugendformen nach Rossa (1898) und nach Pick (1901) zu Grunde, sobald ihr Durchmesser 0,5 mm übersteigt, häufig auch schon als viel kleinere Knötchen. Die cystische

Aufweitung geht mit der Reduktion der auskleidenden Zellenschichten Hand in Hand und beide verwischen alsbald besonders in solitären Knötchen das Bild bis zur Unkenntlichkeit. Ob eine wirkliche fettige Degeneration (STECKSÉN 1902) wie sie im Hauptorgane aufzutreten scheint (LETULLE 1889, 1892), auch hier vorkommt, ist wohl noch durch eingehendere Untersuchungen zu erweisen, zumal „Fett", d. h. das Lipoidgranulum als solches durchaus zum normalen Bilde aller interrenalen Organe gehört. — Diese Funde betreffen alle die Genitalsphäre und erklären die relative Häufigkeit von Beizwischennieren dieser Gegend im jugendlichem, ihre Seltenheit im höheren Alter, die beide in eigenartigem und vielleicht physiologisch begründetem Gegensatze zu dem genau umgekehrten Verhalten (MARCHETTI 1904) der Knötchen in der unmittelbaren Umgebung der Nebenniere stehen.

Echte Beinebennieren[1]) sind aus dem Sonnengeflecht bekannt, jüngst hat DELAMARE (1904) einen Fall dieser Art mitgeteilt. Bilder aus ihrer Entwickelung hat WIESEL 1902 (Mensch 60 mm) beobachtet: von den im Plexus liegenden phäochromen Körperchen zeigt eines an seinem Umfange eine schmale Zone unverkennbarer Zwischennierenzellen und an mehreren anderen Stellen lagerten in der nächsten Nähe des Hauptorgans kleine Haufen interrenaler Elemente frei im Geflechte, zuweilen von undifferenzierten Vorstufen der chrombraunen Zellen umgeben.

Bei der weiten Verbreitung des phäochromen Systems kann es theoretisch nachträglich überall dort zur Bildung von Beinebennieren kommen, wo Beizwischennieren an Fundorte von Phäochromkörperchen verlagert werden, genau so, wie von den Cyclostomen an atypisch bei allen Wirbeltieren solche komplexe Körper vorkommen können, wie sie typisch von den Amphibien an als Nebennierensystem (s. p. 551), bei den Amnioten als Hauptorgan gebildet werden. Und hier, in diesen atypischen Bildungen fließen nach dem Grade der Verbindung beider Gewebe die Begriffe Beizwischenniere und Beinebenniere unweigerlich zusammen. ASCHOFF's (1903) Beobachtungen zufälliger nachbarlicher Kombinationen eines phäochromen und eines interrenalen Körperchens im Ligamentum latum und in der Paradidymis nähern sich dieser Möglichkeit bereits beträchtlich.

So wenig indessen an der Möglichkeit derartiger Vorkommnisse zu zweifeln ist, so überaus spärlich sind die mit Sicherheit in die Kategorie Beinebennieren einzureihenden Befunde. Beachtung verdient einzig und allein der Fund von D'AJUTOLO (1884), der nach dem positiven Ausfall der Chromreaktion im Centrum des von ihm in Plexus panpiniformis eines Neugeborenen beobachteten Nebenkörperchens wirklich eine echte accessorische Nebenniere vor Augen hatte. Ob das in gleicher Weise für die später (1886) von ihm erwähnten Fälle gilt, bei denen er nur schlechthin von „Mark" und „Rinde" redet, ist aus der Darstellung nicht zu ersehen. Alle übrigen Angaben über „Mark" in „accessorischen Nebennieren" halten der Kritik nicht stand, die wie (PICK 1901, p. 12) mit Recht betont, den Nachweis der Phäochromreaktion fordert. Teils liegen Mißdeutungen bindegewebiger (SCHMORL, PILLIET et VEAU, vergl. PICK 1901, p. 19), teils anders gearteter Binnensubstanzen (Zona pigmentosa ULRICH 1895) vor: war es doch natürlich, daß die Analogie dieser „Renes

1) Beinebennieren bei Vögeln s. p. 559.

succenturiati minimi" oder „Embryones" (du Vernoi 1751) mit dem Hauptorgan im anatomischen und histiologischen Aufbau auch auf die feinere Struktur übertragen wurde, besonders von Seiten der älteren Beobachter. Naturgemäß lassen sich nicht alle derartigen unvollständig untersuchten Fälle der Litteratur aufklären (Weiler 1885, May 1887).

Ob aber, wie Soulié (1903) für wahrscheinlich hält, auch Jugendformen des sympathischen Gewebes in accessorische Interrenalkörperchen eindringen und sie so analog dem Geschehen im Hauptkörper zu Beinebennieren umbilden, muß durch Befunde entschieden werden. Anderseits ist aber die durch Beobachtungen bisher nicht belegte Möglichkeit ins Auge zu fassen, daß genau das gleiche Bild durch Abschnürung von Rindenpartikelchen entstehen kann, die phäochrome Zellen oder deren Jugendformen enthalten (Wiesel 1902, p. 512, Soulié 1903): eine solche Deutung liegt z. B. für die Beinebenniere sehr nahe, die Pilliet (1891) unter der Nierenkapsel bei einem Greise vorfand. Für die Beurteilung der Genese solcher Bildungen ist ein Befund von Rossa (1898, Fall 1) in einer jugendlichen Beizwischenniere aus dem breiten Mutterbande aller Beachtung wert: stellenweise finden sich Gruppen von Zellen mit stark färbbarem Kern und schmalem Plasmaleibe, die er analog den oft in dem Hauptorgan beschriebenen als lymphoide Elemente deutete. Angesichts der Aehnlichkeit dieser Zellen mit den Sympathogonien (Wiesel 1900), die schon oft zu Verwechslungen geführt hat (vgl. p. 578), liegt die Vermutung nicht fern, daß dieses Knötchen vielleicht eine jugendliche Beinebenniere darstellen möge. Gewißheit ist darüber nicht zu erlangen: Aschoff (1903) hat in interrenalen Körperchen wohl Lymphocyten, nie aber Sympathogonien gesehen.

Warum sind Beinebennieren so selten, Beizwischennieren so häufig? Diese Beobachtung kommt zunächst der Annahme eines autonomen Ursprungs zu gute, der einen Markgehalt ausschließt. Wiesel's (1902, p. 512) Erklärung der Marklosigkeit, zumal der entlegenen Körperchen als Derivate aus der Zeit vor dem Einwuchern der Markballen, kommt hart in Konflikt mit der Thatsache, daß deren Sprengwirkung gerade eines der mechanischen Hauptmomente für ihre Entstehung darstellt. Und zweitens können auch markhaltige Derivate weithin verschleppt werden, denn in der That beginnt das Einwandern (2. Monat vergl. p. 562) vor dem Descensus der Keimdrüsen. Eher vielleicht kann man an einen festeren inneren Zusammenhalt der Rindenballen denken, der sich durch ihre Entstehung als Einzelknötchen genetisch begründen läßt.

Besondere Beachtung erheischen die Beizwischennieren erstens des Eierstocks, zweitens der Urniere. Man thut gut, allen Nachrichten über ovarielle Funde (Marchetti 1904, Lodi 1902) recht skeptisch zu begegnen: seit Creighton (1877, 1879) kennen wir die überraschende Aehnlichkeit der Zellen geschrumpfter Ovarialfollikel[1]) und des Corpus luteum mit der Nebennierenrinde, und oft läßt man sich von der — genetisch durch die analoge Entwickelung aus dem Cölomepithel eng benachbarter Bezirke wohl begreiflichen — histiologischen Uebereinstimmung des Stroma ovarii mit dem Zwischennierengewebe täuschen (Katze, Kaninchen). — Die Funde von Beizwischennieren im Wolff'schen Körper und seinen Restorganen stützen augenscheinlich die Theorie vom mesonephrischen Ursprunge des Interrenalsystems. Auf die innigen syntopischen Beziehungen der Körperchen zu den Kanälchen, denen sie zuweilen aufsaßen „wie Perlen auf der Schnur" (Aichel 1900), wiesen Aschoff (1899), Pilliet (1891), Pilliet et Veau 1892) und Aichel (1900) hin; die große Ausdehnung des Bereiches der embryonalen Harndrüsen zog Graupner (1898) zur Erklärung der weiten Verbreitung ihrer „Derivate" im Körper — eben der Beizwischennieren — heran. Ein Beweis genetischen Zusammenhanges ist natürlich bei den sattsam bekannten Thatsachen der Embryologie des Interrenal-

1) Vergl. Slavjansky, Zur normalen und pathologischen Histologie des Graaf'schen Bläschens des Menschen. Arch. pathol. Anat. Bd. LI. 1870. p. 470—495.

körpers weder aus der Syntopie (R. Meyer 1901) noch aus der weiten Verbreitung zu folgern. Wiesel's (1900) Einwand — Vorkommen von Nebenkörperchen an Stellen (Bauch- und Beckenvenen), an denen gewiß Querkanälchen der Urniere nicht zu vermuten seien — ist in Anbetracht der Möglichkeit von Verschleppungen nicht stichhaltig. R. Meyer (1901) und vor allem Pick (1901) haben besonders an den Vorstellungen Aichel's (1900) berechtigte Kritik geübt und seine thatsächlichen Irrtürmer (Verwechslung von Paroophoron und Epoophoron) korrigiert: in der That hat Aichel die Entstehung accessorischer Interrenalkörperchen aus der Urniere nicht einmal wahrscheinlich gemacht, geschweige denn bewiesen; seine Behauptung, daß sie sich aus Wucherungen an den Kanälchen entwickeln, kann diesen Nachweis nicht ersetzen. — Daß Aichel's „neuer" Homologieversuch — accessorisches Körperchen im Ligamentum latum = Suprarenalkörperchen der Haie — den Gipfelpunkt aller möglichen Konfusion darstelle, braucht nur mit dem Hinweis auf die gänzliche histiologische Verschiedenheit z. B. den Mangel der Chromreaktion in der Beizwischenniere, auf den für diese wohl schwierig zu liefernden Nachweis des sympathischen Ursprunges, auf die vollkommen unbewiesene Behauptung der Entstehung der Suprarenalkörper aus Querkanälchen der Urniere, auf die genetische und histiologische Uebereinstimmung der Suprarenalorgane mit dem Phäochromkörperchen der Säugetiere belegt zu werden. Es ist wohl noch nie so unverantwortlich leichtfertig eine solche Menge schwerer Irrtümer in so anspruchsvoller Weise vorgetragen worden, wie in dieser Arbeit von O. Aichel.

Stammesgeschichte und morphologischer Wert der Nebennierensysteme.

„So verschiedenartig sich nach beendeter Entwickelung Größe, Lage und Aufbau der Zwischenniere bei den verschiedenen Wirbeltieren darstellen, so abweichend die Entwickelungsprozesse selbst im einzelnen verlaufen, so wechselvoll die Bilder entsprechender Entwickelungsabschnitte sich gestalten: die vergleichende Methode der Betrachtung giebt ein klares und eindeutiges Bild des inneren historischen Zusammenhanges, lehrt die ganz einfachen und überall gleichen Mittel und Wege kennen, die der Umprägung in die endgiltige Gestalt dienen. Kein anderes Organ des Wirbeltierkörpers hüllt in seiner ausgebildeten Form seine Vergangenheit in so undurchdringliches Dunkel, kein anderes eröffnet dabei in seinem ontogenetischen Werdegange so überraschende Einblicke in seine lange und schicksalsreiche Stammesgeschichte, kein anderes ist in so wenig abgeänderter oder verfälschter Urform selbst auf die höheren und höchsten Wirbeltiere vererbt worden, als das System der Zwischenniere". Diese früher (1904*) für das Interrenalorgan aufgestellten Sätze lassen sich mit vollem Rechte auch auf die Nebennierensysteme als solche übertragen. Das ist die eine Seite der Ueberzeugung, die sich dem Beobachter des Werdeganges aufdrängt. Und noch ein Zweites. Es ist nicht die Aufgabe morphologischer Forschung, der Biologie für ihre Erkenntnis die Grundlagen zu liefern. Je dunkler aber noch die Lebenserscheinungen eines Organes sind, desto eher wird das, was vor Augen ist, für die Einsicht in die Funktion nutzbar zu machen gesucht, aus dem morphologischen Werte ein Schluß gezogen auf die biologische Bedeutung. Auch das Urteil über den morphologischen Wert muß sich auf das feste Fundament vergleichend-embryologischer Erkenntnis aufbauen.

Die Homologiefrage dürfte auf Grund der Ergebnisse der Keimesgeschichte und der vergleichenden Anatomie mit naturwissenschaftlicher Sicherheit als gelöst zu betrachten sein, und zwar in dem Sinne von Leydig-Balfour und der Begriffsbestimmung, die der gesamten Darstellung zu Grunde liegt (vergl. p. 454). Die wenigen anders lautenden Anschauungen von Aichel, Haller sind teils bei den einzelnen Ordnungen (p. 478), berücksichtigt worden, teils bei der Betrachtung des morphologischen Wertes zu erörtern (Creighton 1879).

Die Zwischenniere.

Wählt man statt der Form des ausgebildeten Interrenalsystems die Zwischennierenzone des Embryos auf dem Höhestadium ihrer Ausbildung als Ausgangspunkt der Vergleichung, so schwinden alle Hindernisse für Homologie des Systemes in der Tierreihe — die verschiedene Ausdehnung, die wechselnde Lage, die Diskontinuität und Kontinuität, die Paarigkeit und Unpaarigkeit, die Metamerie und die Dysmetamerie — in nichts dahin, und es bleibt nur eine allmähliche Stufenfolge der Formen bestehen, in der zwangslos und ohne alle Mithilfe der Phantasie sich ein Glied an das andere schließt.

In der That: überall findet sich die Zwischenniere angelegt in der Form einer Doppelreihe getrennter Körperchen gleichen Ursprunges, gleichen Aufbaues, gleicher Lage. Nur die Lagebeziehungen der Unterzone der vergänglichen zu der der Dauerknospen und die Lage der Strecke, auf die die Verschmelzungs- und Reduktionsprozesse in vereintem Wirken die Zwischenniere einengen, variieren im gesamten Gnatho-

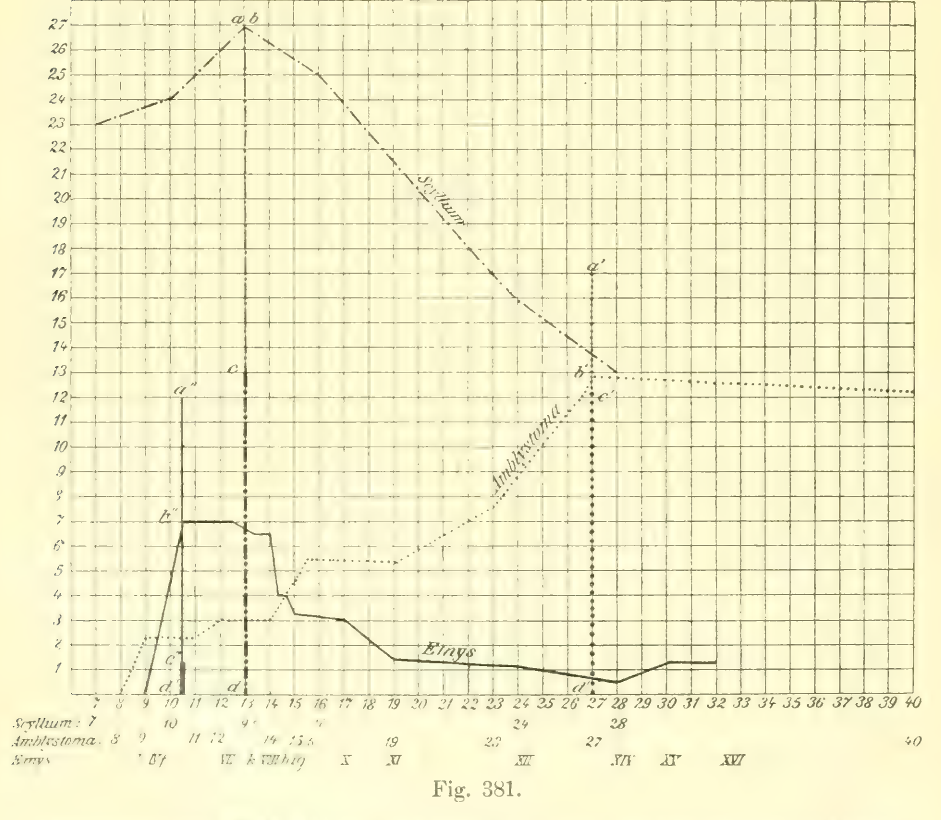


Fig. 381.

stomenreiche. Bald ist es, wie beim Hai, nur der am meisten schwanzwärts gelegene Körperabschnitt, bald, wie beim Amnioten, mehr ein der Leibesmitte entsprechender Bezirk des ursprünglichen Bereiches, den die Zwischenniere in ihrer sekundär modifizierten Gestalt einnimmt.

Dabei darf man aber nicht wie Fusari (1893) übersehen, daß nicht allein die Nebenkörperchen des Systems oder ihre Anlagen (lobules caudaux), sondern die sogenannte „Rinde" der Nebenniere mitsamt diesen Beizwischennieren das Homologon des Interrenalsystems der Anamnier darstellen.

Die Ontogenese führt handgreiflich die Vorgänge vor Augen, die vordem aus der Vergleichung der grob anatomischen Verhältnisse erschlossen werden mußten: sie erhebt Giacomini's, durch Leydig's (1853, p. 105), S. Mayer's (1872, p. 44) auf die Nebenniere, durch Valenti's (1893) auf das Interrenalorgan bezügliche Ausführungen vorbereiteten geistvollen Versuch, die Gestaltung der Zwischenniere aus einer Lokalisation auf einen beim Aufsteigen in der Wirbeltierreihe stets enger und enger werdenden Raum zu erklären, einen Versuch, den er in seinem Amphibienwerke auf vergleichend-anatomischer Grundlage durchzuführen begonnen hat, durch die vergleichend-embryologische Erkenntnis der Reduktion auf die Höhe der naturwissenschaftlich überhaupt erreichbaren Wahrscheinlichkeit.

Trägt man die Längenausdehnung der Zwischenniere bewertet nach dem jeweils für jeden einzelnen Embryo giltigen Maßstabe, den Spinalknoten, als Ordinate, die Embryolängen — dort wo sie nicht allein ausschlaggebend sind, mit gebührender Berücksichtigung des allgemeinen Entwickelungsgrades — als Abscisse auf, so erhält man die Kurven der Fig. 381. Auf absolute Richtigkeit kann bei der immerhin geringen Zahl der ermittelten Kurvenpunkte natürlich kein Anspruch erhoben werden: doch genügt sie, um das sonderbare Verhalten des dargestellten Wertes in seiner Abhängigkeit erstens von dem Aufsteigen in der Wirbeltierreihe, zweitens von dem Heranwachsen des Embryos zu verdeutlichen. Die Strichpunktkurve stellt den Erscheinungsablauf bei Scyllium, die punktierte Kurve bei Amblystoma (nach den Befunden von Albrand 1905), die ausgezogene Kurve bei Emys dar.

Die Längen der im höchsten Punkte jeder Kurve errichteten Lote (*a d*, *a' d'*, *a'' d''*) veranschaulichen die Zahl der Körpersegmente zwischen Pronephros und Kloake. Auf jeder von ihnen wird durch den Schnittpunkt mit der zugehörigen Kurve eine Strecke abgegrenzt (*b d*, *b' d'*, *b'' d''*), die die ursprünglich vorhandene, maximale Zahl von Zwischennierensegmenten umfaßt, also die größte Länge der Interrenalzone, die bei der betreffenden Art überhaupt erreicht wird. Bei Scyllium (s. p. 470) fällt die Länge der Strecke Pronephros-Kloake mit der Ausdehnung der Zwischennierenzone zusammen: 100 % der Somiten dieser Strecke sind Zwischennierensegmente. Bei Amblystoma (s. p. 491) sind von den 17 Somiten dieser Strecke 13 oder etwa 80 %, bei Emys (s. p. 499) von den 12—13 Somiten 7—8 oder 66,7 % Zwischennierensegmente.

Es ist also nicht nur eine durch den Uebergang vom fischartigen, langgestreckten, somitenreichen zum tetrapoden, kurzen, somitenarmen Körperbau leicht zu erklärende absolute, sondern auch eine hiervon unabhängige relative Verkürzung der Zwischennierenzone bei dem Amnioten gegenüber dem Amnionlosen festzustellen.

Leider kann mangels genauer Angaben in der Litteratur der Vergleich nicht mit derselben zahlenmäßigen Schärfe auf die höheren Amniontiere ausgedehnt werden.

Der verstärkt gezeichnete Fußteil (*c d*, *c' d'*, *c'' d''*) jeder Senkrechten versinnlicht die Ausdehnung des Zwischennierensystems nach

seiner Verkürzung, in der es jeweils bei den ältesten Embryonen gefunden wurde. Die Strecke des Lotes zwischen den Schnittpunkten mit der Kurve und der Spitze des verstärkt gezeichneten Teiles ($b\,c$, $b'\,c'$, $b''\,c''$) verdeutlicht mithin in jedem Falle den Betrag der Verkürzung.

Sie beträgt bei Scyllium (s. p. 477) 50 Proz., bei Amblystoma (s. p. 494) 20 Proz., bei Emys (s. p. 505) 83 Proz. der ursprünglichen Länge. Beim Amphibium geht — und hiermit stimmten auch die Beobachtungen an Hypogeophis (s. p. 487) überein — der geringste, beim Hai schon ein namhafter, beim Amnioten ein sehr beträchtlicher Teil des Rumpfes seines Zwischennierensystems verlustig.

Die bei dem niederen Wirbeltiere angelegten, aber stets zu Grunde gehenden Knospen werden zum Teil auf die höheren gar nicht mehr vererbt, kommen bei ihnen überhaupt nicht mehr zur Anlage; das Zwischennierensystem ist schon bei seinem ersten Auftreten in einem gewissen Grade reduziert. Zum anderen Teil werden die Knospen zwar noch angelegt, geraten dann aber im Verlaufe der Ontogenese in Verlust; es läßt sich die phylogenetische Reduktion bis in die Ontogenese hinein verfolgen.

Und hierzu kommt nun noch die sonderbare Erscheinung, daß das Auftreten der ersten Zwischennierenknospe sich mehr und mehr verzögert, besonders relativ zur Ausbildung des Harngeschlechtssystemes. Am deutlichsten erweist sich dieses beim Uebergange von den Anamniern zu den Amnioten (Poll 1904*), doch kann man die Verzögerung bei allen Tieren feststellen, soweit ihr Entwickelungsgrad eben überhaupt vergleichbar ist (s. p. 457).

Dieser Erscheinungskomplex fordert geradezu die Vorstellung heraus, daß ehedem das Cölomepithel nicht nur in dem so enge begrenzten Bezirke, den wir bei den heute lebenden Gnathostomen die Zwischennierenzone nennen, sondern in weit größerer Ausdehnung die Fähigkeit besessen habe, durch umschriebene Wucherungen Zwischennierengewebe zu erzeugen. Und dem gleichsam zur handgreiflichen Bestätigung sprossen auf der niedersten Stufe des Wirbeltierlebens, bei den Cyclostomen, in der That frühzeitig im Embryo auch kopfwärts und lateralwärts von den eng gezogenen Schranken interrenale Knospen aus dem Leibeshöhlenepithel hervor (s. p. 468). Diese Vorstellung tötet den letzten Rest topographischen Sinnes in dem Worte „Zwischenniere" und setzt an seine Stelle einen rein vergleichend-histiologischen Begriff.

Wie verteilen sich die Knospen im peritonealen Epithel? Sind sie diffus zerstreut oder regelt eine gesetzmäßige Gliederung die Anordnung der Proliferationsherde?

Die vergleichende Embryologie ergiebt keinen allgemein giltigen Anhaltspunkt für die Entscheidung dieser Fragen. Die Beobachtung läßt niemals eine feste Regel erkennen — mit einer einzigen Ausnahme, dem Cöcilierembryo (s. p. 484). Gerade bei den niedersten Vertebratenformen, die sich sonst durch mannigfache Zeichen strengster Metamerie auszeichnen, herrscht soweit man bis jetzt sehen kann (s. p. 468) vollkommene Regellosigkeit, und *dieser Characterzug stimmt mit dem allgemeinen morpho-biologischen Gesetze, daß der Urzustand eines jeden Systemes stets das*

Bild einer regellos angeordneten Vielzahl von Einzelstücken darbietet, aufs überraschendste überein. So liegt denn der Gedanke nahe, für jenen einzigen Ausnahmefall zugleich mit der sekundären Einschränkung auf eine soviel engere Ursprungsfläche eine strengere Regelung der Folge anzunehmen, jedenfalls näher, als umgekehrt aus seinem Vorkommen einen primitiven Charakterzug abzuleiten, der allen anderen Wirbeltieren verloren gegangen ist. Anderseits verdient die eigenartige Thatsache alle Beachtung, daß es hier wie in der Keimblattlehre Amphibienembryonen sind, die sich in einem wichtigen Punkte, in der Geringfügigkeit der Reduktion, gegenüber den in der Tierreihe niedriger stehenden Anamniern Zustände erhalten, die im Rahmen der allgemeinen morphologischen Anschauungen als primitiv zu betrachten sind.

Wie aus dem Felde einzelner Knospen, das im gesamten Wirbeltierreiche den Ausgangspunkt der Entwickelung darstellt, immer mit denselben einfachen Mitteln das jedesmal so ungemein verschiedene Bild des fertigen Systemes entsteht — ist in der allgemeinen Entwickelungsgeschichte vorausgeschickt und im Laufe der Sonderdarstellung so eingehend erörtert worden, daß eine Wiederholung überflüssig erscheint.

Die Stammesgeschichte des Interrenalorgans lehrt:

Das Zwischennierensystem besteht aus einer Vielzahl gesonderter, unregelmäßig im ganzen Rumpf des Wirbeltieres verteilter Körperchen, die dem Cölomepithel entstammen. Nur auf den niedersten Stufen bleibt es in dieser Form bestehen, auf den höheren verschmelzen die Einzelknoten in immer größerer Anzahl miteinander und konzentrieren sich zu einem oder zu mehreren Hauptorganen, die bei den höchsten Vertebraten mit kleinen Nebenkörperchen zusammen das interrenale System darstellen.

Sein umfänglichster Teil wird durch Vereinigung mit einem Abschnitte des phäochromen Systemes zum interrenalen Abschnitte der Nebenniere.

In den Erörterungen über den morphologischen Wert der Zwischenniere sind es drei Organe, mit denen man sie im Laufe der Zeit wieder und wieder zu verknüpfen versucht hat: die Vorniere, die Urniere und die Keimdrüse. Vergleichend-anatomische und embryologische Beobachtungen einerseits, Spekulationen auf teratologischer und physiologischer Basis machten sich die Beobachter zu diesem Ende dienstbar.

Das Zwischennierensystem hat mit dem Pronephros morphologisch keinerlei Zusammenhang.

Der Vater der Pronephrostheorie ist Rathke (1828), der Ausgangspunkt die Ordnung der Knochenfische: in den beiden Anschwellungen am vorderen Ende der Nieren, den nachmals sogenannten „Kopfnieren“, sah er die „Nebennieren“ der Teleostier. Balfour (1882, 1882*) erwies, daß die Vorniere auch beim Knochenfische ein rein larvales Organ sei, daß es zu Grunde gehe und durch lymphoides Gewebe ersetzt werde, das, wie schon Rathke und Stannius (1846) wußten, der Harnkanälchen entbehre. Beide Komponenten der „Kopfniere“, die Reste der degenerierenden Kanälchen sowie das lymphoide Gewebe, wurden, jene von Weldon (1884), dieses von Grosglik (1885, 1886)

mit Nachdruck für die Teleostier-Zwischenniere erklärt, und Emery (1880, 1881, 1882, 1885) gab trotz einiger Einwände die Möglichkeit zu, daß Zwischennierenelemente in undifferenziertem Zustande in der Kopfniere vorhanden seien.

Es hat langer und mühevoller Arbeit bedurft, um diese auf unklare Vorstellungen — besonders spielt immer der Gedanke an die „Suprarenalkörperchen“ mit in diese Polemiken hinein — und auf unzureichende Beobachtungen gegründete Anschauung zu widerlegen. Aus den schönen Untersuchungen von Swale Vincent (1895, 1897, 1897**, 1897**, 1898) und Vincenzo Diamare (1895, 1896) am ausgebildeten Fische, aus den embryologischen Studien von Srdinko (1903, s. p. 480) geht mit aller Klarheit hervor, daß es die Stannius'schen Körperchen der Knochenfische sind, die das Interrenalsystem darstellen, und daß dieses mit der Vorniere in gar keinem Zusammenhange steht.

Auch für die Klasse der Cyclostomen haben die oben (p. 468) berichteten Thatsachen der Vornierentheorie allen Boden entzogen. Zuerst beschrieb Johannes Müller (1845) die Kopfnieren (Retzius'sche [1819] Nieren) der Myxine als Nebennieren, und sah die Homologa in den weißen Zapfen an den Stämmen der hinteren Körpervenen bei Ammocoetes (Rathke 1827); diese erwiesen Collinge und Vincent (1896), ebenso wie alle anderen bis damals als Nebennieren gedeuteten Gebilde z. B. auch die Ecker'schen (1846) Körperchen, als Bindegewebe. In der sogenannten Kopfniere erkannte W. Müller (1875) den Pronephros. Weldon (1884) erneuerte die alte Müller'sche Theorie auf Grund von Beobachtungen an Bdellostoma, Kirkaldy (1894) beschrieb denn auch histiologische Umwandlungen bei Myxine, die den Pronephros beim geschlechtsreifen Tiere der Zwischenniere ähnlich gestalten sollten. Semon (1896) erklärt sich mit dieser Deutung einverstanden. Spengel (1897) läßt die Frage unentschieden. Giacomini's (1902) wichtige Entdeckung der Zwischenniere und der chrombraunen Körperchen bei den Monorrhinen, und der Nachweis der Genese des Interrenalsystems, hat allen diesen Spekulationen ein Ende gemacht. Ein eigenartiger Zufall wollte es dennoch, daß wenigstens topographisch ein Teil der Zwischenniere sich mit der Vorniere bei den Cyclostomen enger verbindet.

Neue Nahrung erhielt die Theorie durch Semon's (1890, 1891, s. p. 485) Deutungen seiner von keinem anderen Autor bisher bestätigten Beobachtung am Cöcilierembryo; der Verweis auf die oben gegebenen Darstellungen im Anschluß an die klaren und eindeutigen Befunde Brauer's (1902) genügt, um diese Stütze der Pronephrostheorie zu entwurzeln. Die Entstehungweise der Vornierenkammer und der Interrenalknospen ist keineswegs die gleiche, wie Semon wollte, der kontinuierliche Zusammenhang zwischen beiden Gebilden besteht aus Zellen, deren Zwischennierennatur zweifelhaft ist, und die von Semon angenommenen Beziehungen des Anfangsteiles der Zwischenniere mit rudimentären Glomeruli und Vornierenkanälchen lassen diesen Anfangsteil weit zwangloser eben auch als Vornierenreste deuten, denn als Interrenalorgan.

Nicht besser steht es mit dem letzten, durch Semon's Ansichten mitbeeinflußten Versuche H. Rabl's (1891), den Vornierencharakter der Zwischennierenknospen beim Hühnchen zu erweisen. Er läßt aus trichterförmigen Einstülpungen des Cölomepithels in der proximalen Hälfte der Urniere durch Abschnürung hohle Epithelbläschen hervor-

gehen, deren Lichtung obliteriert, deren Zellen zu proliferieren beginnen: so entstehen die Zwischennierenstränge. Abgesehen von der Kritik C. K. Hoffmann's (1892) haben die besonders auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen von Soulié (1903) aufs klarste dargethan, daß zwar die Rabl'schen Vornierenreste vorhanden sind, aber mit der Bildung der interrenalen Knospen nichts zu thun haben, daß sie noch bestehen, wenn längst schon die Zwischenniere vorhanden ist, und daß beide Bildungen stets durch einen weiten Zwischenraum getrennt bleiben. Minervini's Ansicht (1904) endlich, der ohne jede Kenntnis der Litteratur jüngst aufs neue die Abstammung von der Vorniere beim Hühnchen für wahrscheinlich erklärt, bedarf keiner weiteren Widerlegung, da er auf Beobachtungen verzichtet und den Schwerpunkt der Beweisführung auf die bereits näher gewürdigten Befunde an den niederen Wirbeltieren verlegt. Wie wenig überzeugend überdies die Pronephrosnatur der Rabl'schen Stränge ist, beweist nichts besser, als daß sie später ohne weiteres als proximale Urnierenabschnitte angesprochen werden konnten.

Wie unglaublich lebenszäh die Idee eines inneren Zusammenhanges zwischen Interrenalorgan und Vorniere ist, erhellt am besten aus der neuesten Veröffentlichung über die Entwickelung der Zwischenniere: Keibel (1903, 1904) sieht zwar ebenfalls das Cölomepithel als Mutterboden der Zwischenniere an, wie denn auch die Bilder bei Echidna aufs glücklichste zu der vergleichend-embryologisch sichergestellten Thatsache des autonomen Ursprunges stimmen. Auch der Aufbau der Anlage erinnert nicht im entferntesten an Pronephrosstrukturen: und doch hält er es für notwendig, auf die topographischen Beziehungen des vordersten Endes der Zwischenniere zu den Vornierentrichtern hinzuweisen, als auf einen Punkt, der wohl den Gedanken an eine Deutung der Anlage als eines rudimentären Pronephrosglomerulus wachrufen könnte: dieser Zusammenhang ist, wie ein Vergleich seiner Textfigur 28 (1904) mit der Fig. 326 (p. 503) lehrt, sicherlich als eine sekundäre und rein syntopische Beziehung aufzufassen, die eine Interrenalknospe dort mit dem Vornierentrichter, hier mit dem Vornierenglomerulus erwarb.

Das Zwischennierensystem hat mit dem Mesonephros morphologisch keinerlei Zusammenhang.

Die Bilder, die zu Gunsten der Mesonephrostheorie ins Feld geführt wurden, kommen zum weitaus größten Teile durch nachträglichen Erwerb topographischer Beziehungen zu stande, nachdem die primären in Verlust geraten sind: jene sekundären Zustände wurden als ursprüngliche genetische Verbindungen mißdeutet. Zum anderen Teile stammen die Anhaltspunkte aus willkürlichen Umdeutungen unzureichender entwickelungsgeschichtlicher Beobachtungen. Drittens versuchte man, Beziehungen im ausgebildeten Organismus teils normaler, teils anormaler Art in jenem Sinne zu verwerten.

Soweit embryologische Befunde die Idee eines Wesenszusammenhanges der Zwischenniere mit den Trichtern (Aichel 1900), den Kanälchen, besonders den Malpighi'schen Körperchen (Weldon 1885, Semon 1887, C. K. Hoffmann 1886, 1889, 1892, 1900, 1902), oder endlich mit dem Gange der Urniere (Huot 1898, 1902) zu stützen schienen, darf getrost auf ihre in allen Wirbeltierklassen gelungene Widerlegung in der speziellen Entwickelungsgeschichte (s. p. 478, 481, 485, 513, 520) verwiesen werden. Mit dem exkretorischen Apparat

hat die Zwischenniere, wie Giacomini (1902) ganz richtig vermutet, embryologisch nichts zu thun.

Die dritte Gruppe von Argumenten bedarf allein einiger Worte. His (1868, A. L. III [9]) deutete zuerst die seit Perrault (1676) bekannten, seit Haller (1765), Blumenbach (1805), mit größerer Sicherheit seit Meckel (1806) als Nebenniere anerkannten Körperchen am oberen Nierenende der Vögel als Parovarium, als Restkörper der Urniere; Waldeyer (1870) schloß sich seiner Meinung an und dehnte sie auf Grund vergleichender anatomischer Beobachtungen auf die übrigen Sauropsiden aus — für die Eidechse stimmte Leydig (1872) ihm zu —, ließ indessen die Frage für die Amphibien unentschieden. Auf Grund seiner Beobachtungen an hahnenfedrigen Hennen spricht sich Alexander Brandt (1889, 1890) für einen direkten Zusammenhang beider Organe aus, Beobachtungen, die nicht ohne weiteres kontrollierbar sind: bei einer erpelfiedrigen Kolbenente (Nyroca rufina) konnte ich indessen die vollkommene Unabhängigkeit der Nebenniere von den Urnierenresten feststellen. Auch einen Zusammenhang der Nebennierenstränge mit dem Nebenhoden beim neugeborenen Hähnchen, wie ihn Brandt behauptet, habe ich ebenso wenig jemals gesehen wie H. Rabl.

Die Mesonephrostheorie fand nun in jüngster Zeit eine starke Stütze durch die Beobachtung, daß, wenn auch nicht, wie His-Waldeyer gelehrt hatten, der Urnierenrest die ganze Nebenniere liefere, dieser Restkörper dennoch in seinem Inneren einen Teil des Interrenalsystems und keinen unwesentlichen, nämlich eine der beständigsten der typischen Beizwischennieren, die sogenannte „Marchand'sche Nebenniere", enthalten kann. In der Entwickelungsgeschichte der Nebenkörperchen (p. 584) ist darauf hingewiesen worden, daß es sich auch hier um eine innige topographische, keine morphologische Beziehung handele. Die „positiven" entwickelungsgeschichtlichen Grundlagen der Theorie haben sich mithin als hinfällig erwiesen. Die morphologische Beweiskraft teratologischer Thatsachen ist zum mindesten äußerst gering. Der stärkste positive Beweis gegen die Urnierentheorie und für die oben aufgestellte These ist die unumstößliche Gewißheit, daß auf den primitiven Stufen des Wirbeltierlebens das Interrenalsystem vor der Urniere entsteht (s. p. 468, 469).

Das Zwischennierensystem hat mit der Keimdrüse morphologisch keinerlei Zusammenhang.

Vor hundert Jahren hat Meckel (1806) diese Theorie begründet. Die Gründe, die ihm die Physiologie und die Pathologie lieferten, könnten wohl auf funktionelle Beziehungen deuten: z. B. die Veränderungen der Nebenniere in den verschiedenen Phasen des Geschlechtslebens, Gründe, die in der That auch heute noch mannigfach in diesem Sinne verwertet werden (Gottschau 1883, Marchand 1891, Stilling 1898 [b], Guieysse 1901). Die vergleichend-anatomischen, embryologischen und teratologischen Beweisversuche — gleichzeitige Größe oder Kleinheit bei einzelnen Tieren, bei den Embryonen des Menschen — gehen von überwundenen morphologischen Standpunkten aus. Schon Nagel (1834) und Ecker (1846) widersprachen der Meckel'schen Hypothese, die Huschke (1844) mit ähnlichen Gründen (Gleichheit des Ursprungs beider aus den Primordialnieren) verteidigt hatte. Die rein anatomisch innige Verbindung beider Organe hat für das ausgebildete Tier unter der Herrschaft geklärter Anschauungen

ihre morphologische Bedeutung eingebüßt: auf den Embryo übertragen bildet sie indessen heute das vornehmste Beweismittel derer, die eine morphologische Beziehung des Zwischennierensystems mit den Generationsorganen behaupten.

Aus einer gemeinsamen Anlage haben JANOŠIK (1883, 1890), v. MIHALCOVICS (1885) und FUSARI (1890, 1893) Zwischenniere und Keimorgane hergeleitet; der ungarische Forscher hat sie insbesondere als abgetrennten Teil der geschlechtlich undifferenzierten, also auf einem niedrigeren Stadium der Entwickelung stehenden Geschlechtsdrüsen gekennzeichnet, der mit erfolgter Trennung andere physiologische Funktionen übernommen habe.

Auch für diese embryologischen Beobachtungen ist in der speziellen Entwickelungsgeschichte der Nachweis der Unzulänglichkeit erbracht worden. Gemeinsam scheint ihnen allen der Mangel, daß nicht von vornherein Keimdrüsenstränge und Zwischennierenknospen mit genügender Schärfe auseinander gehalten wurden [z. B. von JANOŠIK (1890), der in seinen Nebennierenanlagen „Ureier" wahrgenommen zu haben angiebt]. Für alle Amnioten ist es heute sicher festzustellen, daß dort, wo überhaupt intime Beziehungen zwischen Interrenalsystem und Keimorgananlagen zu finden sind — und das ist im Grunde nur für die Reptilien in hohem, für die Vögel in weit geringerem, für die Säuger in minimalem Grade der Fall —, diese offensichtlich sekundär entstanden sind. Die Entstehungsweise beider Organe ist nach Zeit, Art und Ort ganz typisch verschieden: die interrenalen Sprossen knospen oft viel früher, immer in Form einzelner umschriebener Wucherungsherde, immer in einem weit mehr medialwärts gelegenen Bereiche des Cölomepithels, der seine Lage ganz unabhängig von der Ausdehnung der Keimleiste abändert und enthalten niemals Archigonocyten.

Die vornehmste Stütze aber der Anschauung, daß, wenn wirklich morphologische — recht hypothetische — Beziehungen existieren sollten, diese sekundären Charakters sind, ist die Wahrnehmung, daß die niederen Stufen des Wirbeltierlebens all und jeden Zusammenhanges zwischen Keimorgan und Zwischenniere ermangeln, daß das Interrenalorgan an Stellen und zu Zeiten gefunden wird, wo an eine Geschlechtsdrüsenanlage kein Gedanke sein kann (s. p. 468, 470, 491). Diese örtliche Beziehung wird überhaupt erst bei den höheren Tieren möglich, dadurch nämlich, daß mehr oder weniger dem Keimorganbezirke benachbarte Abschnitte der Zwischennierenzone den Hauptkörper zur Entwickelung bringen. Aber nicht einmal die bescheidene morphologische Bedeutung einer Cänogenie kann nach den sicheren Ergebnissen der vergleichenden Entwickelungsgeschichte dieser Verbindung zugesprochen werden.

Eines indessen ist gewiß: von allen Organen sind Interrenalsystem und Genitalanlage noch am nächsten einander verwandt: verwandt indessen nicht im Sinne einer genealogischen Unterordnung, sondern als Descendenten eines gemeinsamen Ahnen — des Peritonealepithels. Und von diesem Gesichtspunkte aus läßt sich einzig und allein der Satz als berechtigt aus den mannigfachen, auf unzureichende Gründe aufgebauten Theorieen herausschälen: die Aehnlichkeit der Zwischenniere mit den Zellen geschrumpfter Ovarialfollikel und denen des Corpus luteum[1]) mit den interstitiellen Zellen des Hodens (HULTGREN und

1) Nur der Vollständigkeit halber ist hier der Homologieversuch von CREIGHTON (1879) zu erwähnen, der die Zona glomerulosa der Nebennierenrinde den abor-

Andersson 1899) und des Ovariums bei vielen Tieren (Katze, Kaninchen) ist kein Beweis für eine Homologie der Gewebe, sondern eine Folge ihrer gleichen Abstammung aus dem Peritonealepithel, die einen entstehen als Derivate der Zwischennierenzone, die anderen, die Sexualstränge, als Derivate der Keimzone; daher ihr überraschend gleichartiges Aussehen nicht wunder nehmen kann, zumal wenn man bedenkt, daß die Neigung dahin geht, diesen Zellen auch ähnliche Funktionen „innerer Sekretion" zuzuschreiben. Aber funktionelle und histiologische Aehnlichkeit ist noch kein Beweis einer morphologischen Identität, der morphologische Wert nahe beieinander im dorso-medialen Leibeswinkel gelegener Cölomepithelbezirke ist eben ein recht verschiedener: auf engem Raume drängen sich Zellen, deren Enkel in die Keimdrüsen, die Urniere oder die Zwischennieren aufgehen oder als Deckepithel, wie auf der Mesenterialwurzel zeitlebens liegen bleiben; mehr als zweifelhaft aber scheint es, ob sie genetisch vikariierend für einander eintreten können (Marchand 1891). Auf den gleichen oder einen ähnlichen Gedankengang kann des weiteren die schon von Meckel (1806) erkannte und von Zander (1890) in neuerer Zeit auf breiter Grundlage näher erforschte merkwürdige Thatsache hinleiten, daß in Fällen von mangelhafter oder abnormer Ausbildung des Urogenitalapparates, besonders der Keimdrüsen, sehr häufig gleichzeitig Mißbildungen der Nebennieren angetroffen werden. In die Reihe dieser Erscheinungen gehören auch die Einzelbeobachtungen von de Crecchio (1865) und Marchand (1891), die bei Hermaphroditismus bedeutende Anomalieen der Nebennieren auffanden. Die Mannigfaltigkeit der Störungen, die mit einer Verkleinerung der Nebenniere in den von Zander beobachteten Fällen vergesellschaftet auftraten — es handelte sich meist um schwere Mißbildung des Centralnervensystems — läßt jedweden Deutungsversuch verfrüht erscheinen. Mag man immerhin in dieser die gemeinsame Ursache beider Gruppen von Abnormitäten erblicken: unter dem Gesichtspunkte der — in ihrem Wesen und Mechanismus gänzlich dunklen — gleichmäßigen aplastischen Beeinflussung der Peritonealepithelderivate würden sich diese Erscheinungen noch am besten zusammenfassen lassen.

Die Thatsache, daß bei schweren Entwickelungsstörungen im Centralnervensystem Nebennierenmangel oder -verkleinerungen sehr häufig vorkommen, war schon den älteren Autoren bekannt (Otto 1813, Tiedemann 1813, Meckel 1815, und vielen anderen, vergl. die Aufzählung bei Zander 1890, p. 466ff.) und ist in neuerer Zeit häufig beobachtet worden (Lomer 1884, Weigert 1885 u. a.). Zander stellte fest, daß die Verkleinerung der Nebenniere allein davon abhängig ist, daß in einer Periode, in der dieses Organ noch nicht ausgewachsen ist, die vorderen Partieen der Großhirnhemisphären zu Grunde gehen. Der Gedanke liegt nahe genug, eine engere Beziehung zu dem aus dem Sympathicus stammenden phäochromen Anteile, denn zur Rinde anzunehmen. Die wenigen, feineren Untersuchungen (Biesing 1886) berichteten indessen von einer gleichmäßigen Aplasie oder Atrophie beider Substanzen und genaueren, zumal experimentellen Untersuchungen muß es vorbehalten bleiben, Belege für jene Annahme zu schaffen. Die enge Beziehung des chrombraunen Systems zum Sympathicus regte an, diesen bei den Mißbildungen zu untersuchen; er zeigte sich aber, abgesehen von einem Falle (Weigert 1885, Fehlen des Ganglion cervicale superius bei Aplasie der Nebenniere) in der Regel normal (Weigert 1886. Biesing

tierenden Ovarialfollikeln, die Zonae fasciculata und reticularis mitsamt der Substantia medullaris dem Keimlager des Ovarium (Born), dem Corpus luteum, und den Corpus luteum-ähnlichen Gebilden im senilen Ovarium gleichsetzt. Diese oberflächlichen Analogieen halten naturgemäß nicht einmal einer histiologischen, geschweige der morphologischen Prüfung stand (vgl. p. 444).

1886, LIEBMANN 1886, MAGNUS 1899). Dieser ganze Komplex von Fragen ist heute noch in keiner Weise spruchreif.

Das Zwischennierensystem ist ein autonomes Organ der Wirbeltiere.

Was im Vorhergehenden als Beweis gegen die Abhängigkeit des Interrenalsystems von anderen Organen vorgebracht wurde, hat naturgemäß als positive Stütze dieses Satzes zu gelten. Selten aber stimmen die Urkunden der Keimesgeschichte und der vergleichenden Anatomie so trefflich zusammen, wie in diesem Falle: autonom entsteht das System bei den Embryonen aller Wirbeltiere, in seiner vollkommenen Autonomie hat es sich bei den niederen Anamniern erhalten. Dieser Satz verdient als eine im Rahmen der heute geltenden morphologischen Anschauungen und Methoden gesicherte Thatsache in das Lehrgebäude der Morphologie aufgenommen zu werden.

Das Zwischennierensystem ist kein rudimentäres Organ, sondern morphologisch im gesamten Wirbelstamme und während des gesamten Lebens von wesentlich gleich einzuschätzender Bedeutung.

VALENTI (1889, 1889*, 1893) hat — an der Hand eines Vergleiches mit der Urniere — in dem Verlust seiner weiten Ausdehnung im Rumpfe des Tieres, in seiner Beschränkung auf einen engen Bezirk der Leibeshöhle einen regressiven Charakterzug zu erblicken geglaubt und beharrte trotz FUSARI's (1893) Einspruch bei dieser Anschauung. Gerade das Gegenteil ist richtig: und DIAMARE (1896, p. 24) hat bei seinem Widerspruch mit Recht darauf hingewiesen, daß VALENTI überdies noch infolge seiner monistischen Auffassung, Zwischenniere und Phäochromkörperchen zusammenwirft.

Die Phylogenese der autonomen Beizwischennieren, die, wie schon D'AJUTOLO (1886) andeutet, auf regressivem Wege, aus ehedem gleichberechtigten Gebilden des Interrenalgewebes hervorgegangen zu denken sind, ergiebt mit nichten einen Anhalt für die Rudimentation des Systemes als solchen. Denn zwischen den beiden Erscheinungsreihen, der Verkürzung der Entstehungszone und der Ausbildung eines Hauptkörpers im System, besteht sicherlich ein innerer Zusammenhang. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, als solle die verlorene Extensität der Wucherungsprozesse durch Intensität ersetzt werden, als bedürfe der Organismus eines jeden Wirbeltieres einer bestimmten, im allgemeinen relativ gleichen Masse an Interrenalgewebe und das an der einen Stelle in Verlust geratene Quantum werde durch gesteigerte Proliferationsthätigkeit an der anderen vikariierend ersetzt. Dieser Gedanke ist keine rein theoretische Spekulation, sondern stützt sich auf greifbare physiologische Beobachtungen: beraubt man den ausgebildeten Organismus selbst eines Säugetieres eines Teiles des interrenalen Gewebes, z. B. der Rindensubstanz einer Nebenniere, so treten unter beträchtlicher Steigung der normalen physiologischen Regenerationsvorgänge ausgiebige Ersatzprozesse auf. Alles an anderen Stellen vorhandene Zwischennierengewebe zeigt ausgeprägte kompensatorische Hypertrophie z. B. die Rinde der anderseitigen Nebenniere, die Nebenkörperchen, zufällig erhaltene Reste der exstirpierten Rinde[1]). Selbst wenn man die Nebenniere aus allen ihren Verbindungen löst und an

1) DI MATTEI 1886, CANALIS 1887, STILLING 1888, 1889, ABELOUS et LANGLOIS 1895, PETTIT 1896, SIMMONDS 1898, HULTGREN und ANDERSSON 1899, OPPENHEIM 1902, CRISTIANI 1902* u. a. m., vergl. ferner p. 586.

irgend einer anderen Stelle einpflanzt, erhält sich (Poll 1899, Cristiani 1902, Schmieden 1902, 1903, Stilling 1903) das interrenale Gewebe an diesem neuen Orte, regeneriert in einer großen Anzahl der Fälle und reproduziert dabei den Werdegang der Keimesgeschichte. Es kann sich, wie Stilling (1905) fand, an seiner neuen Stätte jahrelang unverändert erhalten.

Das phäochrome System.

Die Dürftigkeit dessen, was heute über Stammesgeschichte und morphologischen Wert des phäochromen Systems ausgesagt werden kann, steht in einem auffallenden Gegensatze zu den vielfachen Besonderheiten, die bei der Zwischenniere zu erörtern waren. Selbst Kohn (1903**) hat in seinem umfassenden Berichte über das phäochrome Gewebe diese Fragen kaum berührt, und gerade seinen Arbeiten gebührt doch das Verdienst, in jüngster Zeit die Einheitlichkeit des Systems nachdrücklich hervorgehoben zu haben. Für die Nebennierenfrage als solche ist der Mangel nicht in so hohem Grade empfindlich, denn die Nebenniere wird (vergl. p. 461) in ihrer Gestaltung von der des Interrenalsystems beherrscht.

Darum aber soll nicht etwa zu verhüllen versucht werden, daß die Unkenntnis der embryologischen und vergleichend-anatomischen Einzelheiten der eine Hauptgrund für jene Thatsache ist. Anderseits liegen die gröberen Züge der Phylogenie und Morphologie so klar zu Tage, daß einige Worte genügen, um beide in ihren Grundlinien darzustellen.

In der That: leichter als bei der Zwischenniere, vermag eine rein anatomisch-histiologische Untersuchung den Beobachter zu überzeugen, daß das phäochrome Gewebe wesentlich in gleicher Weise in der Gestalt eines Systemes vieler gesonderter Körperchen den Rumpf der niedersten wie der höchsten Wirbeltiere durchzieht. Bei Vertretern aller untersuchten Wirbeltierklassen — und lediglich die Cyclostomen fehlen noch — hat sich der genetische Zusammenhang mit dem sympathischen Nervensystem aufs klarste erweisen lassen. Gerade aus diesem Grunde aber ist der Forscher einerseits in seinen Urteilen wesentlich abhängig von den Entscheidungen der Stammesgeschichte des sympathischen Nervensystems: erst diese kann die Grundlagen für die hier maßgebenden Anschauungen schaffen. Bei den Anamniern ist das System nahezu gleichförmig im Rumpfe verteilt. Wieder steht der Beobachter vor der Frage, ob primär eine gesetzmäßige Gliederung bestehe oder nicht. Wieder ist es nur eine Tiergruppe, die Selachier, deren phäochromes System zur Annahme einer regelrechten Metamerie bestimmen könnte. Gerade die Knorpelfische aber führen handgreiflich embryologisch und auch vergleichend-anatomisch, wie besonders aus den schönen Untersuchungen Swale Vincent's (1895), Diamare's (1896), Grynfeltt's (1903) hervorgeht, vor Augen, daß und in welcher Weise durch Verschmelzung und Schwund scheinbar völlig gesetzwidrige Massenverteilungen im System zu stande kommen können (s. p. 535).

Schon beim Amniotenembryo ist die Gleichförmigkeit der Verteilung, parallel den Erscheinungen im sympathischen System, gänzlich gestört durch die relative, übergroße Massenentfaltung im Abdominalteile. Ihm gegenüber treten die im Anschlusse an die sympathischen Bildungen im übrigen Rumpfe verteilten Phäochrom-

körperchen weit zurück. So entstammt auch jenem das größte chrombraune Gebilde, das sich einem fremdartigen Gewebe anschließt: der Abschnitt, der sich mit dem Interrenalorgan vereint, um mit ihm zusammen die Nebenniere aufzubauen; so entstammen diesen die kleineren Teile, die im Verein mit Stütz- und Gefäßgeweben und drüsenartigen Elementen die Carotisdrüse und vielleicht auch die Steißdrüse bilden.

Größeres Interesse beansprucht die von KOHN (1903) formulierte Anschauung, daß trotz der allgemeinen morphologischen Uebereinstimmung des Gewebeaufbaues im chrombraunen System seinen Einzelgliedern eine gewisse Individualität zukomme; er bringt sie damit in ursächlichen Zusammenhang, daß zwar alle von sympathischen Elementen, aber von sympathischen Elementen verschiedener Entwickelungsstufen abstammen und sich in ungleichen Zeiträumen zur endgiltigen Gestaltung differenzieren. Vorläufig sucht man aber vergebens nach irgend einem Anhaltspunkte, um auf niederen Stufen die homologen Teile für die bei den höheren durch Masse und neuere Verbindungen ausgezeichneten Teile — Marksubstanz der Nebenniere, Carotisdrüse — aufzufinden.

Angesichts der klaren Thatsachen der Keimesgeschichte können hier die Vorstellungen übergangen werden, die im chrombraunen Gewebe Abkömmlinge von Stützgewebeelementen, von Organen des exkretorischen Apparates, vom Zwischennierengewebe erblicken wollten.

Das gesamte phäochrome System ist morphologisch ein integrierender Bestandteil des Wirbeltiersympathicus. KOHN hat die genetischen, topographischen und histiologischen Beziehungen zu diesem klar auseinandergesetzt: alle Zusammenhänge, die das chrombraune Gewebe im späteren Leben gewinnt, sind sekundären, topischen Charakters — z. B. die Nachbarschaft zu dem Blutgefäßapparate, die dann besonders stark hervortritt, wenn wir, wie z. B. bei den Cyclostomen und Teleostiern (GIACOMINI 1902), von der Ursprungsweise aus dem Sympathicus noch keine Vorstellung besitzen (KOHN 1903). Sonst aber hat, im allgemeinen betrachtet, das System noch nicht einmal im ausgebildeten Zustande sich völlig von seinem Ursprungsgewebe zu emanizipieren vermocht (vergl. p. 461).

Vom morphologischen Standpunkte aus erscheint der Streit über die Frage von recht untergeordneter Bedeutung, ob man dem phäochromen Elemente den Charakter einer Epithel- oder einer Drüsenzelle zusprechen (DIAMARE 1902, GIACOMINI 1902, GRYNFELTT 1903, 1904) oder versagen (KOHN 1898, 1900, 1903, 1903**), und sie durch die Neuschaffung eines Gewebetypus sui generis (KOHN) für diese Zellenart aus der Welt schaffen soll. Mag immerhin die von KOHN geäußerte Befürchtung, daß die nützlichsten Einteilungen an Wert verlieren, zur Thatsache werden: so wird man dennoch nicht umhin können, solche scharf umrissenen, gleichsam schematischen Begriffe wie „Epithel“ und „Drüse“ angesichts der immer deutlicher zu Tage tretenden Wandlungsfähigkeit gerade der Epithelzelle auch noch in späterem Alter, weitherziger zu verwenden, als ehedem.

Die Nebenniere.

Der morphologische Wert der Nebenniere als eines komplexen, aus einem Abschnitte des Zwischennieren- und einem Teile des chrombraunen Systemes zusammengesetzten Organes bedarf nach den einleitenden Erörterungen und den Thatsachen der Keimesgeschichte wohl keiner näheren Erläuterung.

Stammesgeschichtlich kann die Nebenniere mit Recht als eines

der jüngsten Wirbeltierorgane bezeichnet werden: und so sind uns denn die stammesgeschichtlichen Urkunden von der Ontogenie wie von der vergleichenden Anatomie vielleicht getreuer denn für jedes andere Organ überliefert worden.

Mit der Anerkennung einer, wenn auch noch so unbedeutenden (Kohn 1903, p. 334) individuellen Ungleichwertigkeit unter den Gliedern des phäochromen Systems — der selbständigen Körperchen, des Carotisdrüsenabschnittes, des Nebennierenanteiles —, wie sie durch die gewebliche Sonderstellung der einzelnen Gebilde bedingt wird, ergiebt sich unabweisbar die Notwendigkeit, der Nebenniere als solcher die morphologische Qualität eines eigenartigen Organs zuzusprechen, nicht aber die Zwischenniere allein als besonderes Organ, die „Marksubstanz" dagegen als rein nebensächlichen Bestandteil aufzuführen und auch Begriff und Namen „Nebenniere" völlig auszuschalten (Kohn 1898, 1903). Für die Eigenart der Nebenniere in diesem Sinne fehlt es auch nicht an physiologischen Analogieen. Jedes Tier, dem normalerweise eine Nebenniere zukommt, stirbt — das wissen wir für das Säugetier schon seit Brown-Séquard (1856) — alsbald nach deren vollständiger Exstirpation, so viel autonomes, chrombraunes Gewebe (im Sympathicus, in der Carotisdrüse u. s. w.) und so viel Zwischennierensubstanz (Beizwischennieren) auch vorhanden sein mögen. Auch die Regeneration von interrenaler Substanz, die experimentell erzielt werden kann (p. 586, 599), vermag das Tier nicht vor dem Tode zu retten. Nur wenn eine auch noch so winzige Nebenniere, d. h. ein Komplex von chrombraunem und interrenalem Gewebe, erhalten wird, bleibt das Versuchstier am Leben: es gehört nicht allein das Vorhandensein von phäochromen Zellen (Cristiani 1902), es gehört eine organische Verbindung beider Nebennierenkomponenten dazu, um wenigstens beim Säugetier und wahrscheinlich auch bei Lacerta das Leben zu ermöglichen. Und so treten denn auch deutlich mit dem Aufsteigen in der Wirbeltierreihe zwei Tendenzen der Entwickelung hervor: erstens werden immer umfangreichere Bruchteile beider Grundsysteme in die Nebennierenbildung einbezogen, zweitens steigert sich die Innigkeit der Vereinigung beider Gewebe miteinander zu immer höheren Graden.

Es durchlaufen dabei die ontogenetischen Phasen der Nebennierenbildung getreulich die vergleichend-anatomisch festgelegten Typen, wie dies jüngst Soulié (1903) besonders klar auseinandergesetzt hat (p. 187). So ist in der Genese sämtlicher Wirbeltiere die erste Entwickelungsstufe charakterisiert durch die örtliche Trennung beider Systeme — das Fischstadium, auf dem allein die Vertreter dieser Klasse dauernd verharren. Die zweite Stufe ist gekennzeichnet durch die Aneinanderlagerung beider Gewebe — Amphibio-Lepidosaurierstadium; die dritte durch die Durchwachsung beider Grundgewebe — Hydrosaurier-Vogelstadium; die vierte endlich, auf die sich allein nach Durchlaufen aller dieser Bilder die Säugetiere erheben, gipfelt in der vollkommenen Umwachsung des phäochromen durch den Zwischennierenanteil. Es handelt sich indessen nicht um eine wesenhafte, sklavische Reproduktion der Phylogenese in der Ontogenese, sondern es treten nur die in ihren Aeußerlichkeiten an die Anordnung der niederen Klassen gemahnenden Bilder wieder auf: die phäochromen Elemente sind aber z. B. stets durch ihre Jugendformen, die Sympathogonien und die Phäochromoblasten, vertreten.

Beginnt die Stammesgeschichte der Nebennierensysteme im Wirbeltierstamme oder giebt es auch im Wirbellosenreiche Organe gleicher Bedeutung?

Schon LEYDIG (1851) hatte sich für die „Nebenniere" diese Frage vorgelegt und sie gemäß den damaligen Hilfsmitteln und Anschauungen nach unseren heutigen Anschauungen nur unzureichend zu beantworten vermocht. WELDON (1884) hatte vermutungsweise eine ganze Reihe heterogener Einrichtungen des Evertebratenkörpers allein unter dem Gesichtspunkte der Zugehörigkeit zum Gefäßsysteme in einen entfernten Zusammenhang gebracht. GASKELL (1903) hat auf die als unrichtig erkannte Anschauung eines morphologischen Zusammenhanges der „Nebennieren" mit dem exkretorischen Apparat eine Theorie aufgebaut, nach der Hypophyse, Thymus, Thyreoidea, Beischilddrüsen, Tonsillen und Nebennieren nichts anderes seien, als Derivate der Nephridien, Repräsentanten der Coxaldrüsen der hypothetischen wirbellosen Ahnenform der Vertebraten. DELAMARE (1904) denkt an eine Homologie des Fettkörpers der Insekten und des interrenalen Gewebes.

Noch sind die Forschungen bei Amphioxus nach einem Aequivalente der Zwischenniere sowohl als des phäochromen Systems ohne Ergebnis geblieben. Ein einziger Anhaltspunkt ist bisher erst mit Sicherheit festgestellt worden.

Bei den Anneliden — Hirudo (POLL und SOMMER 1903), Aulastoma, Lumbricus, Tomopteris, Aphrodite — kommen im Centralnervensystem Zellen vor, die stets in bestimmter Anordnung und in bestimmter Zahl gesetzmäßig in jedem Segmente verteilt sind und bisher wohl stets für gewöhnliche Ganglienzellen angesehen wurden; die jedoch im mikrochemischen Verhalten ihres Zellenleibes das vornehmste Merkmal der phäochromen Zelle aufweisen — die Braunfärbung nach Behandlung mit chromsauren Salzen.

Litteratur [1]).

Abelous, J. E. et Langlois, P. *Sur les fonctions des capsules surrénales. Arch. de Physiol. norm. et pathol., T. IV. Sér. 5. p. 465—476.* **1892.**

— — *Sur les fonctions des capsules surrénales. C. R. Soc. biol. Par. T. II. Sér. 10. p. 334—335.* **1895.**

Aichel, O. *Ueber die Entwickelung der Nebennieren bei Selachiern und über eine neue Homologie der Nebennieren in der Wirbeltierreihe. Sitzungsber. d. phys.-med. Societät zu Erlangen. H. 31. p. 86.* **1899.**

— *Vergleichende Entwickelungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI. p. 1—80.* **1900.**

— *Vorläufige Mitteilung über die Nebennierenentwickelung der Säuger und die Entstehung accessorischer Nebennieren des Menschen. Anat. Anz. Bd. XVII. p. 30—31.* **1900*.**

— *Eine Antwort auf die Angriffe des Herrn Professor Swale Vincent in London. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 509—511.* **1900†.**

d'Ajutolo, G. *Intorno ad un caso di capsula soprarenale accessoria nel corpo pampiniforme di un feto. Arch. per le scienze med. Vol. VIII. p. 203—306.* **1884.**

— *Su di una struma soprarenale accessoria in un rene. Bollet. delle sc. med. di Bologna. Ser. 6. Vol. XVII. Sep.-Abdr. p. 9.* **1886.**

Albrand, M. *Die Anlage der Zwischenniere bei den Amphibien* [2]). **1905.**

1) Die p. 548 citierte Litteratur über die Carotisdrüse ist in Bd. II, Teil 1, p. 241 ff. dieses Handbuches bereits aufgeführt und aus diesem Grunde in dem vorliegenden Kapitel fortgelassen worden.

2) s. p. 489.

Alezais, H. *Contribution à l'étude de la capsule surrénale du cobaye. Arch. de Physiol. norm. et pathol. T. X. Sér. 5. p. 444—454,* **1898.**
Ambrosius, W. *Beiträge zur Lehre von den Nierengeschwülsten. Inaug.-Diss. Marburg* **1891.**
Arnold, Fr. *Kurze Angabe einiger anatomischer Beobachtungen. Medicinisch-chirurgische Zeitung. Innsbruck. Bd. II. p. 236—239.* **1831.**
Arnold, J. *Ein Beitrag zu der feineren Struktur und dem Chemismus der Nebennieren. Arch. pathol. Anat. Bd. XXXV. p. 64—102.* **1866.**
Aschoff, L. *Cystisches Adenofibrom der Leistengegend. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gyn. Bd. IX. p. 25—41.* **1899.**
— *Ueber die Lage des Paroophoron. Verh. deutscher pathol. Ges. Bd. II. p. 433—439.* **1899,** *erschienen* **1900.**
— *Ueber das Vorkommen chromaffiner Körperchen in der Paradidymis und in dem Paroophoron Neugeborener und ihre Beziehungen zu den Marchand'schen Nebennieren. Arb. aus dem Kgl. pathol. Inst. in Göttingen. Orth-Festschrift. Sep.-Abdr. p. 1—9.* **1903.**
Askanazy, M. *Die bösartigen Geschwülste der in der Niere eingeschlossenen Nebennierenkeime. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XIV. p. 32—.70* **1893.**
Atkinson, R. T. *The early development of the circulation in the suprarenal of the rabbit. Anat. Anz. Bd. XIX. p. 610—612.* **1901.**
Balfour, F. M. **1874, 1876, 1877, 1878** s. A. L. III[3].
— *On the pronephros of Teleosteans and Ganoids. Reports of the 51. meeting of the Brit. Assoc. for the advancement of science. 1881. p. 721. London* **1882.**
— *On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the head-kidney or pronephros. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XII. p. 12—16.* **1882*.**
Bardier et **Bonne,** *Note sur les modifications produites dans la structure des surrénales par la tétanisation musculaire. Journ. de l'Anat. et Phys. Par. Année XXXIX. p. 296—312.* **1903.**
Beale, L. S. *On the structure of the so-called apolar, unipolar and bipolar nerve-cells of the frog. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Vol. CLIII. p. 543—572.* **1863.** *(Dasselbe: New observations upon the structure and formation of certain nervous centres etc. London* **1864.***)*
Beneke, R. *Zur Lehre von der Versprengung von Nebennierengewebe in die Niere, nebst Bemerkungen zur allgemeinen Onkologie. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. XIX. p. 440—487.* **1890.**
Bergmann, H. B. *Dissertatio de glandulis suprarenalibus. Göttingen* **1839.**
Bernard, L. et **Bigart.** *Etude anatomo-pathologique des capsules surrénales dans quelques intoxications expérimentales. Journ. de Physiol. et de la Pathol. gén. T. IV. p. 1014—1029.* **1902.**
Bieck, P. *Beiträge zur Kenntnis der Nierengeschwülste. Inaug.-Diss. Marburg* **1886.**
Biesing, K. *Ueber die Nebennieren und den Sympathicus bei Anencephalen. Inaug.-Diss. Bonn* **1886.**
v. Bischoff, Th. L. W. **1842,** s. A. L. II. **1895, 1852,** s. A. L. III[10].
Blumenbach, O. F. *Handbuch der vergleichenden Anatomie. p. 190. Göttingen* **1805.**
Bonnamour, S. *Étude histologique des phénomènes de sécrétion de la capsule surrénale chez les mammifères. Thèse de méd. (No. 96.) 1 Pl. 110 p. 8. Lyon* **1905.**
Bonnamour, S. et **Pinatelle.** *Note sur l'organe parasympathique de Zuckerkandl. Bibliogr. anat. T. XI. p. 127—136.* **1902.**
Brandt, A. *Anatomisches und Allgemeines über die sogenannte Hahnenfedrigkeit und über anderweitige Geschlechtsanomalien bei Vögeln. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLVIII. p. 101—190.* **1889.**
— *Ueber den Zusammenhang der Glandula suprarenalis mit dem Parovarium resp. der Epididymis bei Hühnern. Biol. Centralbl. Bd. IX. p. 522—526.* **1890.**
Brauer, A. *Zur Kenntnis der Entwickelung der Exkretionsorgane der Gymnophionen. Zool. Anz. Bd. XXIII. p. 357—358.* **1900.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwickelung der Exkretionsorgane. Zool. Jahrb. Bd. XVI. p. 1—176.* **1902.**
Braun, M. *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, entwickelungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. IV. p. 113—230.* **1878.**
— *Ueber Bau und Entwickelung der Nebennieren bei Reptilien. Zool. Anz. Jahrg. 2. p. 238—239.* **1879.**
— *Bau und Entwickelung der Nebennieren bei Reptilien. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. V. p. 1—30.* **1882.**

Brigidi, V. *Delle capsule suprarenali accessorie. Lo Sperimentale. Anno XXXVI. p. 581—586.* **1882.**

v. Brunn, A. *Ein Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwickelungsgeschichte der Nebennieren. Arch. mikr. Anat. Bd. VIII. p. 618—638.* **1872.**

Buday, K. *Beitrag zur Cystenbildung in den suprarenalen Nierengeschwülsten. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XXIV. p. 501—518.* **1898.**

Burdach, K. F. *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. II. p. 600—661.* **1828.**

Busse, O. *Ueber Bau, Entwickelung und Einteilung der Nierengeschwülste. Arch. pathol. Anat. Bd. CLVII. p. 346—372.* **1899.**

Cacciola, S. *Un caso di capsula surrenale accessoria aderente al rene. In: Alcune osservazioni anatomiche. Padova. R. Stab. Prosperini.* **1885.**

Canalis, P. *Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. T. IV. p. 312—334.* **1887.**

Cassan. *Observations météorologiques faites sous la zone torride. Hufeland's Annalen der Französischen Arznei-Wissenschaften I. p. 475 (cit. nach Seiler 1823). Paris* **1779.**

Chevrel, R. *Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des élasmobranches et des poissons osseux. Thèse de Paris 1889 u. Arch. zool. exp. et gén. T. V. Suppl. bis. p. 1—184.* **1889.**

— *Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'esturgeon (Accipenser sturio). Arch. zool. exp. et gén. Sér. 3. T. II. p. 401—444.* **1894.**

— *Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'esturgeon. C. R. Acad. sc. Par. T. CXVII. p. 441—443. 2. Sem.* **1893.**

Chiari, H. *Zur Kenntnis der accessorischen Nebennieren des Menschen. Zeitschr. f. Heilk. Bd. V. p. 449—458.* **1884.**

Ciaccio, C. *Supra una nuova specie di cellule nelle capsule surrenali degli anuri. Anat. Anz. Bd. XXIII. p. 95—105.* **1903.**

Coe, W. R. and **Kunkel, B. W.** *The female urogenital organs of the limbless lizard Anniella. Anat. Anz. Bd. XXVI. p. 219—222.* **1905.**

Collinge, W. E. *The suprarenal bodies of fishes. Nat. Sc. Vol. X. No. 63. p. 318—322.* **1897.**

Collinge, W. E. and **Vincent, Sw.** *On the so-called suprarenal bodies in Cyclostoma. Anat. Anz. Bd. XII. p. 232—241.* **1896.**

Courvoisier, G. L. *Ueber die Zellen der Spinalganglien sowie des Sympathicus beim Frosch. Arch. mikr. Anat. Bd. IV. p. 125—145.* **1868.**

de Crecchio, L. *Sopra un caso di apparenza virile in una donna. Il Morgagni. Anno VII. p. 151—183.* **1865.**

Creighton, C. A. *Points of resemblance between the suprarenal bodies of the horse and dog and certain occasional structures in the ovary. Proc. of the Royal Soc. Vol. XXVI. Dez.* **1877.**

— *A theory of the homology of the suprarenals, based on observations. Journ. Anat. and Phys. Vol. XIII. p. 51—82.* **1878.** *Erschienen* **1879.**

Cristiani, H. et **A.** *Recherches sur les capsules surrénales. Journ. de Physiol. et de la Pathol. gén. T. IV. p. 838—847.* **1992.**

— *De la greffe des capsules surrénales. Journ. de Physiol. et de la Pathol. gén. Vol. IV. p. 982—989.* **1902.**

Cruveilhier, J. *Anatomie descriptive. T. II. p. 718—722.* **1834.**

Dagonet, J. *Beiträge zur pathologischen Anatomie der Nebennieren des Menschen. Zeitschr. f. Heilk. Bd. VI. p. 1—24.* **1885.**

Delamare, G. *Recherches sur la sénescence des capsules surrénales. C. R. Soc. biol. T. V. Sér. 11.* **1903.**

— *Glandes surrénales. Traité d'anatomie humaine publié par Poirier et Charpy. T. V, 2. p. 1433—1483.* **1904..**

Diamare, V. *I corpuscoli surrenali di Stannius ed i corpi del cavo addominale dei Teleostei. Notizie anatomiche e morfologiche. Bollet. Soc. Natur. Napoli. Vol. IX. p. 10—24.* **1895.**

— *Ricerche intorno all' organo interrenale degli Elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei Teleostei. Contributo alla morfologia delle capsule surrenali. Mem. Soc. ital. sc. Vol. X. Roma* **1896.**

— *Sulla morfologia delle capsule surrenali. Ebenda. Bd. XV. p. 357—360.* **1899.**

— *Sulla costituzione dei gangli simpatici negli Elasmobranchi e sulla morfologia dei nidi cellulari del simpatico in generale. Anat. Anz. Bd. XX. p. 418—429.* **1902.**

— *Sullo sviluppo e morfologia delle capsule soprarenali. Bollet. Soc. Natur. Napoli Vol. XVII. p. 55—62.* **1903.**

— *Metaplasma ed immagini di secrezione nelle capsule soprarenali. Archivio zoolog. Vol. I. p. 121—178.* **1903.**

Dogiel, A. S. *Die Nervenendigungen in den Nebennieren der Säugetiere. Arch. Anat. u. Phys. p. 90—104. Jahrg.* **1894.**

Dostoiewsky, A. *Material zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren. Inaug.-Diss. Petersburg* **1884.** *(Russisch.)*

— *Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVII. p. 272—296.* **1886.**

Duvernoy, G. L. *Note sur deux bulbes artériels faisant les fonctions des cœurs accessoires qui se voient dans les artères innominées de la Chimère arctique. Ann. des sc. nat. Sér. 2. T. VIII. p. 35—40.* **1837.**

Eberth, J. C. *Die Nebennieren. Handb. der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. Bd. I. Kap. 12. p. 508—516. Leipzig* **1871.**

Ecker, A. *Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbeltierklassen. Braunschweig* **1846.**

Eggeling, H. *Eine Nebenniere im Ligamentum hepatoduodenale. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 13—16.* **1902.**

Emery, C. *Le specie del genere Fiasfer nel golfo di Napoli. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel. Bd. II. p. 63.* **1880.**

— *Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biol. Centralbl. Bd. I. p. 527—529.* **1881.**

— *Studi interno allo sviluppo ed alla morfologia del rene dei Teleostei. Mem. R. Accad. Lincei Roma. Vol. XIII. p. 43—50.* **1882.** *(s. a. Arch. ital. Biol. T. II. p. 135—145.)*

— *Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Erwiderung an Herrn G. Grosglik. Zool. Anz. No. 212. Jahrg. 8. p. 742—744.* **1885.**

Eustachius, Barth. *Libellus de renibus, Venetiis* **1563.** *Opuscula anatomica de renum structura, officiis et administratione. 4°. Cap. 6. Venetiis* **1564.**

Fabribius, J. *Ueber Cysten an der Tube, dem Uterus und dessen Umgebung. Arch. f. Gynäk. Bd. 50. p. 385—405.* **1896.**

Flint, Jos. M. *The blood vessels, angiogenesis, organogenesis, reticulum and histology of the adrenal. Contributions to the science of medicine, dedicated by his pupils to William Henry Welch, upon the twenty-five anniversary of his doctorate and Vol. IX of the Johns Hopkins Hospital Reports. p. 153—229.* **1900.**

Freyer, O. *Zur Kenntnis der von versprengten Keimen der Nebenniere ausgehenden Abdominalgeschwülste mit Veröffentlichung zweier, in der chirurgischen Klinik und dem pathologischen Institut zu Kiel beobachteter Fälle. Inaug.-Diss. Kiel.* **1901.**

Friedland, F. *Ueber einen Fall von accessorischen Nebennieren in den beiden Samensträngen bei gleichzeitigem Konflux des Ureters und des Vas deferens der rechten Seite. Prag. med. Wochenschr. Jahrg. 9. No. 14. p. 145—147.* **1895.**

Fuhrmann, Fr. *Der feinere Bau der Nebenniere des Meerschweinchens. Anat. Anz. Bd. XXIV. p. 606—608.* **1904.**

— *Der feinere Bau der Nebenniere des Meerschweinchens. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXVIII. p. 522—560.* **1905.**

Fusari, R. *Osservazioni sulle terminazioni nervose e sullo sviluppo delle capsule surrenali. Nota preventiva. Rendic. delle R. Accad. dei Lincei. Vol. VI. p. 250—256.* **1890.**

— *Contribuzioni alla studio dello sviluppo delle capsule surrenali e del simpatico nelle pollo e nei mammiferi. Archivio per le scienze mediche. Vol. XVI. n. 14.* **1892.**

— *Dasselbe, französisch. 1902*. Archives ital. de biologie. T. XVIII. p. 161—182.* **1893.**

— *Sullo sviluppo delle capsule surrenali. Lette alla R. Accad. di sc. med. e nat. di Ferrara, nella sed. d. 25 giugno.* **1893.**

Gaskell, W. H. *On the origin of vertebrates deduced from the study of Ammocoetes. Part. II. The origin of the vertebrate body cavity and excretory organs; the meaning of the somites of the trunk and of the ductless glands. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVII. p. 168—219.* **1903.**

Giacomini, E. *Sulle terminazioni nervose nelle capsule surrenali degli uccelli. Proc. verb. della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Sep.-Abdr. p. 1—8. Adun. 24. nov.* **1897.** *Arch. ital. biol. T. XXIX. p. 482—483.* **1898.**

— *Sopra la fine struttura delle capsule surrenali degli Anfibii. Proc. verb. della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena, Adun. 30. giugno* **1897.** *Monit. zool. ital. Anno 9.* **1898.** *Arch. ital. biol. T. XXIX. p. 483—485.* **1898.**

— *Brevi osservazioni intorno alla minuta struttura del corpo interrenale e dei corpi soprarenali dei Selaci. Atti della R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. X. p. 835—843.* **1898.**

— *Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali nei Ciclostomi. Sulle capsule surrenali dei Petromizonti. Monit. zool. ital. Anno 3. p. 1—20.* **1902.**

— *Sulla esistenza della sostanza midollare nelle capsule surrenali dei Teleostei. Monit. zool. ital. Anno 13. p. 182—189.* **1902.**

Giacomini, E. *Sopra la fina struttura delle capsule surrenali degli Anfibii e sopra i nidi cellulari del simpatico di questi vertebrati. Contributo alla morfologia del sistema delle capsule surrenali. Siena* **1902.**

— *Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali dei Ganoidi e particolarmente sulle esistenza della loro sostanze midollare. Monit. zool. ital. Anno 15. p. 19—32.* **1904.**

— *Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali dei Ciclostomi. Sulle capsule surrenali dei Missinoidi. Lette alla R. Accad. delle sc. dell' Istituto di Bologna nella sess. d. 29. maggio* **1904*.**

— *Contributo alla conoscenca del sistema delle capsule surrenali dei Teleostei. Sulla sostanza midollare (organi soprarenali o tessuto cromaffine) di Amiurus catus L. Rendiconti della R. Accad. delle Science dell' Istituto di Bologna. Anno academico 1904/1905. Pep.-Abdr. p. 1—9.* **1905.**

Goodsir, J. *On the suprarenal, thymus and thyroid bodies. Philos. Trans. R. Soc. p. 633—641. London* **1846.**

Gottschalk, S. *Fall von accessorischer Nebenniere im Ligamentum suspensorium ovarii bei einer Erwachsenen. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XXXVIII. p. 332.* **1898.**

Gottschau, M. *Ueber die Nebennieren der Säugetiere, speciell über die des Menschen. Sitzungsber. d. Würzburger Phys.-med. Ges. p. 454—462.* **1882.**

— *Struktur und embryonale Entwickelung der Nebennieren bei Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt. p. 412—488. Jahrg.* **1883.**

— *Ueber die Nebennieren der Säugetiere. Biol. Centralbl. Bd. III. p. 565—576.* **1883*.**

Grandry, M. *Mémoire sur le structure de la capsule surrénale de l'homme et de quelques animaux. Journ. de l'anat. et phys. Année 4. p. 225—237. 389—411.* **1867.**

Gray, H. *On the development of the ductless glands in the chick. Philos. Trans. R. Soc. London. p. 295—309.* **1852.**

Graupner, R. *Ein malignes Hypernephrom mit hyaliner Degeneration des Stroma. (Cylindrom.) Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XXIV. p. 385—398.* **1898.**

Grawitz, P. *Die sogenannten Lipome der Niere. Arch. pathol. Anat. Bd. XCIII. p. 39—63.* **1883.**

— *Die Entstehung von Nierentumoren aus Nebennierengewebe. Arch. f. klin. Chir. Bd. XXX. p. 824—834.* **1884.**

Grosglik, S. *Zur Morphologie der Kopfniere der Fische. Zool. Anz. Jahrg. 8. No. 207. p. 605—611.* **1885.**

— *Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleostier. Zool. Anz. Jahrg. 9. No. 219. p. 196—198.* **1886.**

Grynfeltt, E. *Vascularisation des corps surrénaux chez les Scyllium. C. R. Soc. biol. Paris 1902; C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXXXIV. p. 144—146.* **1902.**

— *Les corps suprarénaux chez quelques squales, et leurs rapports avec le système artériel. C. R. Ass. anatom. 4. sess. Montpellier. Bibliogr. anat. T. XI. p. 31—39. 166.* **1902.**

— *Distribution des corps suprarénaux des Plagiostomes. C. R. Acad. d. sc. Par. T. CXXXV. No. 6. p. 330—332.* **1902.**

— *Structure des corps suprarénaux des Plagiostomes. Ibid. T. CXXXV. p. 373—374.* **1902.**

— *Sur le corps interrénal des Plagiostomes. Ibid. T. CXXXV. p. 439—441.* **1902.**

— *Recherches anatomiques et histologiques sur les organes surrénaux des Plagiostomes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXXVIII. p. 1—137, et Thèse de Paris* **1903.**

— *Sur la capsule surrénale des amphibiens. C. R. Acad. sc. Par. T. CXXXVII. No. 1. p. 77—78.* **1903*.**

— *Notes histologiques sur la capsule surrénale des amphibiens. Journ. de l'anat. e phys. Année 40. p. 180—200.* **1904.**

Guieysse, A. *La capsule surrénale du cobaye. Histologie et fonctionnement. Journ. de l'anat. et phys. Par. Année 37, p. 312—341, 435—467, et Thèse de Paris* **1901.**

Gunkel, H. *Ueber einen Fall von Pseudohermaphroditismus femininus. Inaug.-Diss. Marburg* **1887.**

Haller, A. *Elementa physiologiae corporis humani. Bd. VII. p. 286. Bd. VIII. p. 107. Laus.* **1765.**

Haller, B. *Ueber die Urniere von Acanthias vulgaris. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX. p. 283—316.* **1901.**

Hanau. *Verhdl. Vers. deutscher Naturf. u. Aerzte. p. 229. Straßburg* **1885.**

Hartmann, Phil. Jac. *Anatome renum et partium adiacentium non recte se habentium. Micellanea cureosa sive Ephemeridum medico-physicarum germanicarum Academiae imperialis Leopoldinae naturae curiosum decuria II. Annus VII. Obs. 22. Norimbergae. p. 48—54.* **1699.**

Heim, G. *Dissertatio des renibus succenturiis. Berlin* **1824.**

Henle, J. *Ueber das Gewebe der Nebenniere und der Hypophysis. Zeitschr. f. ration. Med. Dritte Reihe. Bd. XXIV. p. 143—152.* **1865.**
Hildebrand, O. *Ueber den Bau gewisser Nierentumoren, ihre Beziehungen zu den Nierenadenomen und zur Nebenniere, nebst Mitteilungen über den Glykogenbefund in diesen sowie in anderen Geschwülsten. Arch. f. klin. Chir. Bd. XLVII. 2. p. 225—273.* **1894.**
Hirsch, A. *Die Geschwülste der Nebennieren und Nebennierengeschwülste der Niere. Inaug.-Diss. Würzburg* **1902.**
Hoffmann, C. K. *Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. p. 570—643.* **1886.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Ebenda. Bd. XLVIII. p. 261—300.* **1889.**
— *Étude sur le développement de l'appareil uro-génital des oiseaux. Verhandl. d. Konink. Akad. van Wetenschapen te Amsterdam. Deel I. No. 4. p. 1—54.* **1892.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Sympathicus. I. Die Entwickelung des Sympathicus bei den Selachiern (Acanthias (vulgaris). Ibid. Deel VII. No. 4. p. 1—80.* **1900.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Sympathicus. II. Die Entwickelung des Sympathicus bei den Urodelen. Ibid. Deel. VIII. p. 1—101.* **1902.**
Holm, F. *Ueber die nervösen Elemente in den Nebennieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. LIII. Abt. 1. p. 314—321.* **1866.**
Horn, G. *Beiträge zur Histogenese der aus aberrierten Nebennierenkeimen entstandenen Nierengeschwülste. Arch. pathol. Anat. Bd. CXXVI. p. 191—217.* **1891.**
Hultgren, E. O. u. Andersson, O. A. *Studien über die Physiologie und Anatomie der Nebennieren. Skand. Arch. f. Phys. Bd. IX. p. 73—312.* **1899.**
Huot, M. E. *Sur les capsules surrenales, les reins et le tissu lymphatique des poissons lophobranches. C. R. Acad. sc. Paris. T. CXXIV. p. 1462—1464.* **1897.**
— *Préliminaire sur l'origine des capsules surrénales des poissons lophobranches. Ibid. T. CXXVI. p. 49—50.* **1898.**
— *Recherches sur les poissons lophobranches. Ann. des sc. nat. T. XIV. p. 197—288.* **1902.**
Huschke. E. *Eingeweidelehre. In Sömmering, Vom Bau des menschlichen Körpers. p. 355—364.* **1844.**
Hyrtl, J. *Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschriften der Math.-nat. Kl. d. Akad. Wiss. Wien. Bd. II. 27—100.* **1851.**
Jaboulay, M. *Capsules surrénales accessoires dans un ganglion semi-lunaire et au milieu du plexus solaire. Lyon méd. p. 300—302.* **1890.**
Janošik, J. *Bemerkungen über die Entwickelung der Nebenniere. Arch. mikr. Anat. Bd. XXII. p. 738—745.* **1883.**
— *Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. XCI. Abt. 3. p. 128.* **1885.**
— *Bemerkungen über die Entwickelung des Genitalsystems. Ebenda. Bd. XCIX. Abt. 3. p. 260—288.* **1890.**
Inaba, M. *Notes on the development of the suprarenal bodies in the mouse. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Japon. Vol. VI. Part 1. p. 215—235.* **1891.**
Julin, Ch. *Le système nerveux grand sympathique de l'Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Anat. Anz. Bd. II. p. 192—201.* **1887.**
— *Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux periphérique de l'Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Arch. biol. T. VII. p. 759—902.* **1887.**
Kaiserling, G. u. Orgler, G. *Ueber das Auftreten von Myelin in Zellen und seine Beziehung zur Fettmetamorphose. Arch. pathol. Anat. Bd. CLXVII. p. 296—310.* **1902.**
Keibel, F. **1897** *s. A. L. II.*
— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates von Echidna. Ergänzungsheft z. Anat. Anz. Bd. XXII. p. 14—19.* **1903.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica. Denkschr. d. Med. nat. Ges. Jena. Bd. VI. H. 2. Lf. 1. — Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel von Richard Semon. Bd. III. Monotremen und Marsupialier. II, 2. Tl. p. 151—206.* **1904.**
Kelly, A. O. J. *Ueber Hypernephrome der Niere. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XXIII. p. 280—320.* **1898.**
Kirkaldy, J. W. *On the-head-kidney of Myxine. Quart. Journ. of micr. Soc. Vol. XXXV. p. 353—359.* **1894.**
Klebs, E. *Handb. d. pathol. Anat. Bd. I. Abt. 2. p. 566.* **1876.**
v. Kölliker. *Handb. d. Gewebelehre. 5. Aufl. p. 535—538.* **1863.**
Kohn, A. *Ueber die Nebenniere. Prager med. Wochenschr. Bd. XXIII. p. 194—195.* **1898.**

Kohn, A. *Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie der Wirbeltiernebenniere im allgemeinen. Arch. mikr. Anat. Bd. LIII. p. 281—312.* **1898***.

— *Die chromaffinen Zellen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. XV. p. 393—400.* **1899.**

— *Die Epithelkörperchen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. IX. p. 194—252.* **1899.**

— *Ueber Bau und Entwickelung der sogenannten Carotisdrüse. Arch. mikr. Anat. Bd. LVI. p. 81—148.* **1900** [1]).

— *Chromaffine Zellen, chromaffine Organe, Paraganglien. Prager med. Wochenschr. Jg. 27. Sep.-Abdr. p. 14—51.* **1902.**

— *Die Paraganglien. Arch mikr. Anat. Bd. LXII. p. 263—365.* **1903.**

— *Das chromaffine Gewebe. Allg. Wien. med. Zeitg. Jg. 48. No. 46 u. 47.* **1903†.**

— *Das chromaffine Gewebe. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XII.* **1902.** *p. 235—348.* **1903****.

— *Die Blutgefäßdrüsen. Prag. med. Wochenschr. No. 42. p. 1—9.* **1903***.

Kose, W. *Ueber das Vorkommen chromaffiner Zellen im Sympathicus des Menschen und der Säugetiere. Sitz.-Ber. d. naturw.-med. Ver. f. Böhmen. Lotos. No. 6.* **1898.**

— *Ueber das Vorkommen einer Carotisdrüse und der chromaffinen Zellen bei Vögeln. Anat. Anz. Bd. XXII. p. 162—170.* **1902.**

— *Ueber die „Carotisdrüse" und das „chromaffine Gewebe" der Vögel. Anat. Anz., Bd. XXV. p. 609—617.* **1904.**

Kühn, A. *Ueber das Vorkommen von accessorischen Nebennieren. Zeitschr. f. ration. Med. Dritte Reihe. Bd. XXVIII. p. 147—156.* **1866.**

Küster, H. *Ueber Gliome der Nebennieren. Arch. f. pathol. Anat. Bd. CLXXX. p. 117—130.* **1905.**

Langlois, J. P. *Sur les fonctions des capsules surrénales. Thèse de Paris.* **1897.**

— *Sur l'homologie fonctionnelle des capsules surrénales des grenouilles et des mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. T. IV. Sér. 10. p. 184—186.* **1897.**

— *Homologie fonctionnelle des capsules surrénales des batraciens et des mammifères. Sem. méd. p. 70.* **1897.**

— *Recherches sur l'identité physiologique des corps surrénaux chez les batraciens et les mammifères. Arch. de Physiol. T. X. Sér. 5. p. 104—107.* **1898.**

— et **Rehns, J.** *Les capsules surrénales pendant la période foetale. C. R. Soc. biol. Paris. T. I. Sér. 11. p. 146—147.* **1899.**

Letulle, M. *Note sur la dégénérescence graisseuse de la capsule surrénale. Bull. Soc. anat. Par. LXIV Année. Sér. 5. T. III. p. 263—262.* **1889.**

— *Surrénalite nodulaire hyperplasique et adénomes de la capsule surrénale. Ibidem. LXVII Année. T. VI. p. 314—337.* **1892.**

Leydig, F. *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin* **1853.**

— *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt* **1857.**

— *Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anat. Phys. u. wiss. Med. p. 241—271.* **1851.**

— *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* **1872.**

Liebmann, A. *Ueber die Nebennieren und den Sympathicus bei Hemicephalen und Hydrocephalen. Inaug.-Diss. Bonn* **1886.**

Lockwood, C. B. *Upon the presence of adrenal structures in the inguinal canal. Journ. Anat. and Phys. Vol. CCCXLV. p. 79—83.* **1899.**

Lodi, M. *Sur un cas des germes aberrants des capsules surrénales dans les ovaires. Arch. ital. biol. T. XXVII. p. 486—487.* **1902.** *Referat aus La Clin. chir. No. 5.* **1901.**

Loisel, G. *Les phénomènes de sécrétion dans les glandes génitales. Revue générale et faits nouveaux. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Année 15. p. 536—562.* **1904.**

Lomer, R. *Ueber ein eigentümliches Verhalten der Nebennieren bei Hemicephalen. Arch. pathol. Anat. Bd. XCVIII. p. 366—368.* **1884.**

Lubarsch, O. *Beiträge zur Histologie der von Nebennierenkeimen ausgehenden Nierengeschwülste. Arch. pathol. Anat. Bd. CXXXV. p. 149—223.* **1894.**

— *Ueber die Abstammung gewisser Nierengeschwülste von embryonal versprengten Nebennierenkeimen. Ebenda. Bd. CXXXVII. p. 191—196.* **1894***.

— *Zur Entwickelungsgeschichte, Histologie und Physiologie der Nebennieren. Ergebn. d. spec. path. Morph. u. Physiol. d. Menschen u. d. Tiere v. O. Lubarsch u. R. Ostertag. p. 491—499.* **1896.**

1) Erst in dieser Arbeit, nicht, wie p. 453 angeführt, bereits 1898 benutzt Kohn den Ausdruck Paraganglion.

Luschka, H. *Ueber die drüsenartige Natur des sogenannten Ganglion intercaroticum. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. p. 405—411.* ***1862.***

Magnus, R. *Ueber das anatomische Verhalten der Nebennieren, der Thyreoidea, Thymus und des Sympathicus bei Hemicephalen. Inaug.-Diss. Königsberg* ***1889.***

Manasse, P. *Ueber die hyperplastischen Tumoren der Nebenniere. Arch. pathol. Anat. Bd. CXXXIII. p. 391—404.* ***1893.***

— *Ueber die Beziehungen der Nebennieren zu den Venen und dem venösen Kreislauf. Ebenda. Bd. CXXXV. p. 263—276.* ***1894.***

— *Zur Histologie und Histogenese der primären Nierengeschwülste. Ebenda. Bd. CXLIII. p. 278—323. Bd. CXLV. p. 113—157.* ***1896.***

Marchand, F. *Ueber accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Arch. pathol. Anat. Bd. XCII. p. 11—19.* ***1883.***

— *Beiträge zur Kenntnis der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. Internat. Beitr. z. wiss. Med. Festschr. f. R. Virchow. Bd. I. p. 537—581.* ***1891.***

Marchetti, S. *Ueber eine Degenerationscyste der Nebenniere mit kompensatorischer Hypertrophie. Arch. pathol. Anat. Bd. CLXXII. p. 472—479.* ***1903.***

— *Beitrag zur Kenntnis der pathologischen Anatomie der Nebennieren. Ebenda. Bd. CLXXVII. p. 227—247.* ***1904.***

Martini, A. de. *Sur un cas d'absence congénitale des capsules surrénales. C. R. Acad. sc. Paris. T. LIII. p. 1052—1053.* ***1856.***

di Mattei, E. *Sulla iperplasia compensatoria delle capsule soprarenali. Giorn. d. R. Accad. di med. Torino. Anno XLIX. p. 127.* ***1886.***

Mayer, S. *Das sympathische Nervensystem. Handb. d. Lehre v. d. Geweben d. Menschen u. d. Tiere.* ***1871.*** *Bd. II. Kap. 32. p. 809—821.* ***1871.***

— *Beobachtungen und Reflexionen über den Bau und die Verrichtungen des sympathischen Nervensystems. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. LXVI. Abt. 3. p. 1—52.* ***1872.***

— *Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem. Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh. Bd. VI.* ***1876.***

Meckel, J. F. *Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie. I. Ueber die Schilddrüse, Nebennieren und einige ihnen verwandte Organe. II. Fragmente aus der Entwickelungsgeschichte des menschlichen Foetus. Halle* ***1806.***

— *Beiträge zur Geschichte des menschlichen Foetus. Beitr. z. vergl. Anat. Bd. I. No. 1. p. 57—124.* ***1808.***

— *Beschreibung dreier kopfloser Mißgeburten. Ebenda. Bd. I. No. 2. p. 136—162.* ***1809.***

— *Handbuch der menschlichen Anatomie. Bd. IV. p. 505. Halle u. Berlin.* ***1815—1820.***

Metzner, H. *Beiträge zur Kenntnis der primären Nierengeschwülste. Inaug.-Diss. Halle* ***1888.***

Meyer, Fr. *Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitz.-Ber. d. naturf. Ges. Leipzig. No. 2/4. p. 38—44.* ***1875.***

Meyer, R. *Accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Verh. d. Ges. f. Geb. u. Gynäkol. zu Berlin in Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. XXXVIII. p. 315 u. 542.* ***1898.***

— *Zur Bedeutung der accessorischen Nebennieren im Ligamentum latum. Ebenda. Bd. XLVI. p. 19—27.* ***1901.***

— *Die subserösen Epithelknötchen an Tuben, Ligamentum latum, Hoden und Nebenhoden (sogenannte Keimepithel- oder Nebennierenknötchen). Arch. pathol. Anat. Bd. CLXXI. p. 443—472.* ***1903.***

Michael, J. *Zum Vorkommen der accessorischen Nebennieren. Deutsch. Arch. f. klin. Chir. Bd. XLIII. p. 120—124.* ***1888.***

v. Mihalcovics, V. *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschr. Anat. Hist. Bd. II. p. 387—414.* ***1885.***

Minervini, R. *Des capsules surrénales. Développement, Structure, Fonctions. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Année 40. p. 449—492, 634—667.* ***1904***

Minot, Ch. S. *s. A. L. II. p. 495—499.* ***1894.***

— *On a hitherto unrecognized form of blood circulation without capillaries in the organs of Vertebrata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXIX. p. 185—215.* ***1900.***

Mitsukuri, R. B. *On the development of the suprarenal bodies in Mammalia. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXII. p. 17—29.* ***1882.***

Moore, B. *and* **Vincent, S.** *The comparative chemistry of the suprarenal gland. Proc. R. Soc. London. Vol. LXII. p. 280—283.* ***1897.***

— *Further observations upon the comparative chemistry of the suprarenal capsules with*

remarks upon the non existence of suprarenal medulla in teleostean fishes. Ibid. Vol. LXII. p. 352—356. **1898.**

Morgagni, J. B. *Epistolae anatomicae. XX, LXIV, 2. 43. Venet.* **1740.**

Mühlmann, M. *Zur Histologie der Nebenniere. Arch. path. Anat. Bd. CXLVI. p. 365—368.* **1896.**

— *Zur Physiologie der Nebenniere. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. XLIII. No. 26. p. 409—412.* **1896.**

Müller, J. *Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Tiere nebst einem Anhang über die chirurgische Behandlung der Hypospadien. p. 25. 40—49. 53—59. 74—79. Düsseldorf* **1830.**

— *Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Schluß der vergleichenden Anatomie der Myxinoiden. Gelesen in der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin am 16. u. 23. Juni 1842. p. 7—8. Berlin* **1845.**

Müller, W. *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX. N. F. Bd. II. p. 94—129.* **1875.**

Mulon, M. P. *Note sur la constitution du corps cellulaire des cellules dites (spongieuses) des capsules surrénales chez le cobaye et le chien. C. R. Soc. biol. Par. T. LIV. p. 1310—1313.* **1902.**

— *Divisions nucléaires et rôle germinatif de la couche glomérulaire des capsules surrénales du cobaye. C. R. Soc. biol. Par. T. V. Sér. 11. p. 592—595.* **1903.**

— *Les glandes hypertensives ou organes chromaffines. Arch. gén. de méd. No. 52. p. 3265—3277.* **1904.**

— *Graisse internucléaire dans les surrénales des mammifères. C. R. Acad. sc. Par. T. CXXXIX. p. 1228—1230.* **1904.**

— *Sur le pigment des capsules surrénales (cobaye). Bibliogr. anat. T. XIV. p. 177—182.* **1905.**

Nagel, M. *De renum succenturiatorum in mammalibus structura penitiori. Inaug.-Diss. Berlin* **1834.**

— *Ueber die Struktur der Nebennieren. Arch. f. Anat. u. Phys. u. wiss. Med. p. 365—388.* **1836.**

Nicholson, B. St. *Abnormal position of suprarenal gland. Brit. med. Journ. No. 1730. p. 408.* **1894.**

Oberndorfer, P. *Keimversprengung von Nebennieren in die Leber. Centralbl. f. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XI. p. 145—151.* **1900.**

Onody, A. D. *Ueber die Entwickelung des sympathischen Nervensystems. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVI. p. 61—80.* **1886.**

Oppenheim, R. *Les capsules surrénales, leurs fonction antitoxique. Thèse de Paris.* **1902.**

Osawa, G. *Ueber die Eingeweide von Hatteria punctata. Ebenda. Bd. XLIX. p. 195—197.* **1897.**

Orth, J. *Lehrbuch der speciellen pathologischen Anatomie. Bd. II. Lief. 1. p. 1—14.* **1889.**

Otto, A. W. *Handbuch der pathologischen Anatomie des Menschen und der Tiere. p. 313. Breslau* **1813.**

— *Seltene Beobachtungen zur Anatomie, Physiologie und Pathologie gehörig. Breslau* **1816.**

Parodi, U. *Dell' innesto della capsula surrenale fetale. Sperimentale. Arch. di biol. norm. et patol. Anno 58. p. 47—66.* **1904.**

Peham, H. *Aus accessorischen Nebennierenanlagen entstandene Ovarialtumoren. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. X. p. 685—694.* **1899.**

Pellegrino, M. *Sopra una particolare disposizione della sostanza midollare nella capsula surrenale. Boll. d. Soc. di Natural. in Napoli. Ser. 1. Vol. XVIII. p. 139—142.* **1904.** *Ersch. Napoli* **1905.**

Pepere, A. *Sulla penetrazione delle capsule surrenali accessorie dei parenchimi degli organi addominali. Monit. zool. ital. Anno 24. p. 261—273.* **1903.**

Pettit, A. *Recherches sur les capsules surrénales. Journ. de l'anat. et de la phys. Par. Année 32. p. 301—362. 369—419, et Thèse de Paris* **1896.**

Perrault, Cl. *Mémoires pour servir à l'histoire des animaux. Paris* **1671.**

— *Suite des mémoires pour servir à l'histoire des animaux. Paris* **1676.**

Pfaundler, M. *Zur Anatomie der Nebenniere. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. CI. Abt. 3. p. 515—533.* **1892.**

Pick, L. *Die Marchand'schen Nebennieren und ihre Neoplasmen nebst Untersuchungen über glykogenreiche Eierstockgeschwülste. Arch. f. Gynäk. Bd. LXIV. p. 670—835, und Festschr. f. L. Landau, Beiträge zur Geburtshülfe und Gynäkologie. Berlin. p. 434—603.* **1901.**

Pilliet, A. H. *Débris Wolffien surrénal de l'épididyme chez le nouveau-né. Bull. Soc. anat. Par. Année 65. p. 471.* **1890.**

— *Capsule surrénale dans le plexus solaire. Ibid. Année 66. p. 267—268.* **1891.**

Pilliet, A. H. *Débris de la capsule surrénale dans les organs dérivées du corps de Wolff. Progrès médical. 19. Année. Sér. 2. T. XIII. p. 1—4.* **1891.**
— *Capsule surrénale située sous la capsule fibreuse du rein droit. Bull. Soc. anat. Par. Année 68. p. 478—487.* **1893.**
Pilliet, A. H. et Veau, V. *Capsule surrénale aberrante du ligament large. C. R. Soc. biol. Par. Sér. 10. T. IV. p. 64—68.* **1897.** — *Progrès médical. 25 Année. p. 65.* **1897.**
Plecnik, O. *Zur Histologie der Nebenniere des Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. LX. p. 414—427.* **1902.**
Poll, H. *Veränderungen der Nebenniere bei Transplantation. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV. p. 440—481.* **1899.** *Dasselbe. Inaug.-Diss.* **1900.**
— *Nebenniere. Encyklopädie der mikroskopischen Technik, herausgegeben von Ehrlich, Krause, Mosse, Rosin, Weigert. Bd. II. p. 920—925.* **1903.**
— *Die Anlage der Zwischenniere bei den Haifischen. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. p. 138—174.* **1903.**
— *Allgemeines zur Entwickelungsgeschichte der Zwischenniere. Anat. Anz. Bd. XXIV. p. 16—25.* **1904.**
— *Die Anlage der Zwischenniere bei der europäischen Sumpfschildkröte (Emys europaea) nebst allgemeinen Bemerkungen über die Stammes- und Entwickelungsgeschichte des Interrenalsystems der Wirbeltiere. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XXI. p. 195—291.* **1904***.
Poll, H. u. Sommer, A. *Ueber phäochrome Zellen im Centralnervensystem des Blutegels. Verh. Phys. Ges. Berlin. p. 77. Jahrg.* **1902—1903.**
Rabaud, E. *Foetus humain paracéphalien hemiacéphale. Journ. de l'anat. et de la phys. Année 39. p. 45—74.* **1903.**
Rabl, C. *Theorie des Mesoderms. (Fortsetzung.) Morph. Jahrb. Bd. XIX. p. 85—144.* **1893.**
— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier. (2. Fortsetzung der Theorie des Mesoderms.) Ebenda. Bd. XXIV. p. 756—761.* **1896.**
Rabl, H. *Die Entwickelung und Struktur der Nebennieren bei den Vögeln. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. p. 492—523.* **1891.**
Rathke, H. *Ueber die Entwickelung der Geschlechtsteile bei den Amphibien, in den Beiträgen zur Geschichte der Tierwelt. 3. Abt. Halle* **1825.**
— *Bemerkungen über den inneren Bau des Querders und das kleine Neunauge. Ebenda. 4. Abt. Halle* **1827.**
— *In: Burdachs Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Bd. II. p. 601.* **1828.**
— *Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber natrix). Königsberg* **1839.**
— *Ueber die Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig* **1848.**
— *Bemerkungen über mehrere Körperteile der Coecilia annulata. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. p. 334—360. Jahrg.* **1852.**
— *Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Crocodile. p. 184—185. Braunschweig* **1866.**
Rau, W. *Ueber die Abstammung von Nierensarkomen aus versprengten Nebennierenteilen. Inaug.-Diss. Bonn* **1896.**
Räuber, H. *Zur feineren Struktur der Nebennieren. Inaug.-Diss. Berlin* **1881.**
Regaud. Cl. *Glandules à sécrétion interne juxta-épididymaires chez le lapin. C. R. Soc. biol. Par. T. I. Sér. 11 p. 469—470.* **1899.**
Reitmann. *De thyroideae, thymi atque suprarenalium glandularum in homine nascendo et nato functionibus. Argentorati* **1753.** *(Cit. nach Pettit 1896.)*
Remak, R. *Ueber ein selbständiges Darmnervensystem.* **1847.**
Retzius, A. *Observationes in anatomiam chondropherygiorum. Lund* **1819.**
Ribbert, O. *In: Krönlein, Klinische und pathologisch-anatomische Beiträge zur Chirurgie des Pankreas. Beitr. z. klin. Chir. p. 682.* **1895.**
Ricker, G. *Zur Histologie der in der Niere gelegenen Nebennierenteile. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. p. 363—370. Auch als Inaug.-Diss. erschienen. Jena* **1896.**
— *Beiträge zur Lehre von den Geschwülsten in der Niere. Ebenda. Bd. VIII. p. 417—432.* **1897.**
Rokitansky, C. *Handbuch der pathologischen Anatomie. Bd. III. p. 381.* **1861.**
Rolleston, H. D. *The Goulstonian lectures on the Suprarenal bodies. Brit. med. Journ. No. 1786. p. 629—634; No. 1787. p. 687—691; No. 1788. p. 745—748.* **1895.**
Rossa, E. *Ueber accessorisches Nebennierengewebe im Ligamentum latum und seine Beziehungen zu den Cysten und Tumoren des Ligaments. Arch. f. Gyn. Bd. LIX. p. 296—343.* **1898.**
Roth, H. *Ein Fall von Addison'scher Krankheit. Korrespondenzbl. f. Schweizer Aerzte. Jahrg. 19. p. 146—147.* **1889.**

Roud, A. *Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. Bull. de la Soc. vaudoise des sciences naturelles. T. XXXVIII. No. 145. p. 187—258.* **1903.**

Schaper, A. *Beiträge zur Histologie der Glandula carotica. Arch. mikr. Anat. Bd. XL. p. 287—319.* **1892.**

— *Einige Bemerkungen über das Wesen und die morphologische Stellung der Glandula coccygea (Glomus coccygeum). Anat. Anz. Bd. XXV. p. 209—216.* **1904.**

Schmidt, J. C. H. *Dissertatio de glandulis suprarenalibus. Traj. ad Viadrum* **1785.**

Schmieden, V. *Erfolgreiche Einheilung exstirpierter Nebennieren beim Kaninchen. Arch. ges. Physiol. Bd. XC. p. 113—115.* **1902.**

— *Erfolgreiche experimentelle Verlagerung von Nebennierengewebe, ein Beitrag zur Lehre von den Strumae suprarenales aberratae. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. Bd. LXX. p. 453—504.* **1903.**

Schmorl, S. *Zur Kenntnis der accessorischen Nebennieren. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. IX. p. 523—529.* **1891.**

Schultze, Oskar. **1897.** *s. A. L. II.*

Schwager-Bardeleben, A. *Observationes microscopicae de glandulis ductu excretorio carentibus structura. Diss. inaug. Berlin* **1842.**

Scott Warthin, A. *Accessory adrenal body in the broad ligament (adrenal of Marchand). Americ. Journ. of Obstetrics. Vol. XLII. p. 797—805.* **1900.**

Sebastian, A. A. *Observatio pathologica de renibus succenturiatis accessoriis. Tijdschrift voor naturlijke Geschiedenis en Physiologie. Deel 3. p. 211—214. Amsterdam* **1836.**

Sedgwick, A. *On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the chick. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXII. p. 372—374.* **1880.**

— *Development of the kidney in the relation with the Wolffian body in chick. Ibid. Vol. XX. p. 146—166.* **1880*.**

Seiler. *Artikel Nebennieren in anatom.-physiol. Realwörterbuch herausg. von Pierer, Joh. Fr. und Choulant, L. p. 688—693. Altenburg* **1823.**

Semon, R. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Habilitationsschrift. Jena* **1887.**

— *Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. Bd. V. p. 455—482.* **1890.**

— *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere, dargelegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. p. 89—208.* **1891.**

— *Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschr. f. Carl Gegenbaur. Bd. III. p. 169—192.* **1896.**

Semper, C. *Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. II. p. 25—76.* **1875.**

— *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Ebenda. Bd. II. p. 195—509.* **1875*.**

Sick, K. *Flimmerepithelcysten in der Nebennierenkapsel und in einer Beckenlymphdrüse. Arch. pathol. Anat. Bd. CLXXII. p. 468—471.* **1903.**

Simmonds, M. *Ueber kompensatorische Hypertrophie der Nebenniere. Arch. pathol. Anat. Bd. CLIII. p. 138—146.* **1898** *und Verhdl. der Biol. Abt. d. ärztl. Vereins Hamburg. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. XLV. No. 15. p. 470—571.* **1898.**

— *Ueber Nebennierenblutungen. Ebenda. Bd. CLXX. p. 242—256.* **1902.**

— *Ueber Nebennierenschrumpfungen bei Morbus Addisonii. Ebenda. Bd. CLXXII. p. 480—492.* **1903.**

Smallwood, W. M. *Adrenal tumors in the kidney of the frog. Anat. Anz. Bd. XXVI. p. 652—658.* **1905.**

Smirnoff, A. *Die Struktur der Nervenzellen im Sympathicus der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. p. 407—423.* **1890.**

v. Sömmerring, S. Th. *Beschreibungen und Abbildungen einiger Mißgeburten. p. 12. Mainz* **1792.**

Soulié, A. *Sur les premiers stades du développement de la capsule surrénale chez quelques mammifères. C. R. de l'Assoc. des Anat. IV. sess. Montpellier. p. 67.* **1902.**

— *Sur les premiers stades du développement de la capsule surrénale chez la perruche ondulée. C. R. Soc. biol. Par. T. IV. Sér. 11. p. 959—960.* **1902*.**

— *Sur le développement de la capsule surrénale du 7ième au 15ième jour de l'incubation chez la perruche ondulée. Ibid. T. IV. Sér. 11. p. 960—961.* **1902**.**

— *Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les vertébrés supérieurs. Journ. de l'anat. et phys. Par. Année XXXIX. p. 197—293. 390—525. 492—533. 634—662, et Thèse de Paris.* **1903.**

Soulié, A. *Sur le développement de la substance médullaire de la capsule surrénale chez quelques mammifères. C. R. de l'Assoc. des Anat. V. sess. p. 63. Liège* ***1903****.
Spengel, J. W. *Die Exkretionsorgane von Myxine. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 49—60.* ***1897.***
Srdinko, O. *Ueber Bau und Entwickelung der Nebennieren des Frosches. Sitzungsber. d. böhm. Kaiser-Franz-Josephs-Akad. in Prag. 2. Kl. No. 12.* ***1898.*** *(Böhmisch.)*
— *Beiträge zur Kenntnis über die Entwickelung der Nebennieren bei den Amphibien. Sitz.-Ber. böhmisch. Kaiser Franz Josephs-Akad. in. Prag. 2. Klasse. No. 32.* ***1900.*** *(Böhmisch.)*
— *Bau und Entwickelung der Nebenniere bei Anuren. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 500—508.* ***1900.***
— *Beiträge zur Kenntnis der Nebenniere der Knochenfische. Ueber Bau und Entwickelung der Stannius'schen Körperchen der Lophobranchier. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. p. 773—802.* ***1903.*** *(Dasselbe. Böhmisch.)*
— *Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nebenniere. Casopis lekarů ceskych.* ***1903****. *(Böhmisch.)*
— *Eine sichere Methode zur Differenzierung der Rinden- und Markelemente in den Nebennieren, besonders bei Säugetieren und Menschen. Anat. Anz. Bd. XXVI. p. 172—174.* ***1905.***
— *Přispěbek kotázce sinůroidů. (Beitrag zur Sinusoidenfrage.) Casopis lekarů ceskych.* ***1905.***
— *O Oběhů krevnim v nadleviuě obratlovců. I—IV. (Ueber die Blutcirkulation in der Nebenniere der Wirbeltiere. I—IV). Sitz.-Ber. d. böhmischen Kaiser Franz Josephs-Akad. in Prag. 2. Kl. No. 12. 16. 28.* ***1905.***
Stangl, E. *Tumor der chromaffinen Nebenorgane des Sympathicus (Zuckerkandl). Verhdl. der k. k. Gesellsch. der Aerzte in Wien. Wien. klin. Wochenschrift. Jg. XV. No. 23. p. 614.* ***1902.***
— *Zur Pathologie der Nebenorgane des Sympathicus. Verhdl. der Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte. 74. Vers. Karlsbad* ***1902.*** *2. Teil. 2. Hälfte. p. 14. Leipzig* ***1903.***
Stannius, H. *Ueber Nebennieren bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. Phys. u. wiss. Med. p. 97—101.* ***1839.***
— *In Siebold u. Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. II. p. 118. 239. 332. 456.* ***1846.***
— *Beobachtungen über Verjüngungsvorgänge im tierischen Organismus. Rostock-Schwerin* ***1853.***
Stecksén, A. *Befund von „Adenom"knötchen an Nebennieren und von accessorischen Nebennieren bei Erwachsenen. Arbeit. auf dem Gebiet d. pathol. Anat. u. Bact. Baumgarten. Bd. III. p. 253—260.* ***1902.***
Stilling, H. *Zur Anatomie der Nebennieren. Arch. pathol. Anat. Bd. CIX. p. 324—346.* ***1887.***
— *Note sur l'hypertrophie compensatrice des capsules surrénales. Rev. med. T. IX. p. 459—461.* ***1888.***
— *Ueber die kompensatorische Hypertrophie der Nebennieren. Arch. pathol. Anat. Bd. CXVIII. p. 569—575.* ***1889.***
— *A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison. Rev. med. T. X. p. 808—831.* ***1890.***
— *Du ganglion intercarotidien. Recueil inaugural. Lausanne* ***1892.***
— *Die chromophilen Zellen und Körperchen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. XV. p. 229—233.* ***1898.***
— *Zur Anatomie der Nebenniere. Zweite Mitteilung. Arch. mikr. Anat. Bd. LII. p. 176—195.* ***1898****.
— *Einige Fragen als Antwort auf die Erwiderung von A. Kohn. Ebenda. Bd. XV. p. 538—540.* ***1899.***
— *Die Entwickelung transplantierter Gewebsteile. Verhdl. d. D. pathol. Gesellschaft. p. 122—132.* ***1903.*** *Erschienen* ***1904.***
— *Ueber das Ergebnis der Transplantation von Nebennierengewebe. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XXXVII. p. 480—484.* ***1905.***
Sudeck, P. *Ueber die Struktur der Nierenadenome. Arch. pathol. Anat. Bd. CXXXIII. p. 405—449.* ***1893.***
— *Zur Lehre von den aberrierten Nebennierengeschwülsten. Ebenda. Bd. CXXXVI. p. 293—301.* ***1894.***
Szymonowicz, L. *Die Funktion der Nebennieren. Arch. ges. Physiol. Bd. LXIV. p. 97—164.* ***1896.***
Targett, J. H. *Accessory adrenal bodies in the broad ligaments. Transact. obstetric. Soc. London. Vol. XXXIX for the year 1897. p. 157—160.* ***1898.***
Taruffi, C. *Sulla struttura delle capsule soprarenali. Bullett. delle science mediche di Bologna. Ser. 5. Vol. II. p. 404—409.* ***1866.***

Tiedemann, F. *Anatomie der kopflosen Mißgeburten. Landshut* **1813.**

Ulrich, A. *Anatomische Untersuchungen über ganz und partiell verlagerte und accessorische Nebennieren, über die sogenannten echten Lipome der Niere und über die Frage der von den Nebennieren ausgehenden Nierengeschwülste. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XVIII. p. 589—655.* **1895.**

Valenti, G. *Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni Mammiferi. Atti d. Soc. Toscana di Sc. Nat. Pisa. Vol. X.* **1889.**

— *Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni Mammiferi. Prov. verb. della Soc. Toscana di Sc. Nat. Adun. di 13 gennaio* **1889*.**

— *Referat über Fusari 1892. Mon. zool. ital. Vol. IV.* **1893.**

Valentin, G. *s. A. L. II.* **1835.**

Velich, A. *Ueber die Folgen der einseitigen Exstirpation der Nebenniere. Wiener klin. Rundschau. p. 835—836. Jg.* **1897.**

du Vernoi, J. G. *De glandulis renalibus Eustachii. Commentarii Acad. scient. imper. Petropol. T. XIII. ad annum MDCCXLI—XLIII. p. 361—373. Petropoli* **1751.**

— *Animadversiones variae in erinaceorum terrestrium anatomen, quarum nonnullae nunc ad stricturam vesicularem viscerum: nonnullae ad novorum renum succenturiatorum illustrationem pertinent. Ibidem. T. XIV. ad annum MDCCXLI—XLVI. p. 199—206. Petropoli* **1751*.**

Vincent, S. *The physiology of the suprarenal bodies. Birmingham Med. Rev. Sep.-Abdr. p. 1—10. Aug.* **1896.**

— *The suprarenal gland. Brit. med. Journ. No. 1860. p. 470—471.* **1896.**

— *The suprarenal capsules in the lower Vertebrates. Proc. of the Birmingham nat. hist. and phil. Soc. Vol. X. p. 1—26.* **1896.**

— *Contributions to the comparative anatomy and histology of the suprarenal capsules. The suprarenal bodies in fishes and their relations to the so called head kidney. Trans. Zool. Soc. Vol. XIV. Part 3. p. 44—84.* **1895,** *erschienen* **1897.**

— *The comparative physiology of the suprarenal capsules. Proc. Roy. Soc. London. Vol. LI. p. 64—77.* **1897*.**

— *On the morphology and physiology of the suprarenal capsules in fishes. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 39—48.* **1897**.**

— *The comparative chemistry of the suprarenal capsules. Proc. R. Soc. London. Vol. LXII. p. 280—283.* **1897†.**

— *Further observations upon the comparative physiology of the suprarenal capsules. Ibid. Vol. LXIV. p. 176—178.* **1897**.**

— *The comparative histology of the suprarenal gland. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XV. p. 305—326.* **1898.**

— *The nature of the suprarenal bodies of the Eel and the effects of its removal. Journ. Physiol. Cambridge. (Proc. of the Physiol. Soc.). Vol. XXII. p. 48.* **1898*.**

— *On the suprarenal and the lymphatic tissue of Teleostean fishes. Anat. Anz. Bd. XIV. p. 151—152.* **1898**.**

— *The carotid gland of mammalia and its relation to the suprarenal capsule, with some remarks upon internal secretion, and the phylogeny of the latter organ. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 69—76.* **1900.**

— *A discussion of some points in connection with the suprarenal glands — cortical and medullary. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXVIII. p. 34—48.* **1903.**

Virchow, R. *Zur Chemie der Nebennieren. Arch. path. Anat. Bd. XII. p. 481—483.* **1857.**

Voigtel, F. G. *Handbuch der pathologischen Anatomie mit Zusätzen von P. F. Meckel. Bd. I. p. 5. Halle* **1804.**

Vulpian, M. *Note sur quelques réactions propre à la substance des capsules surrénales. C. R. Acad. sc. Paris. T. XLIII. p. 663—665.* **1856.**

Waldeyer, W. *Eierstock und Ei. Leipzig* **1870.**

— *Ueber Bindegewebszellen. Arch. mikr. Anat. Bd. XI. p. 191.* **1875.**

Wallmann, H. *Ueber das accidentelle Vorkommen physiologischer Gewebe. Zeitschr. d. Gesellsch. d. Aerzte Wien. p. 261—264.* **1859.**

Weigert, C. *Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Arch. pathol. Anat. Bd. C. p. 176—179.* **1885.**

— *Nachtrag zur Mitteilung: Ueber Hemicephalie. Arch. pathol. Anat. Bd. CIII. p. 204.* **1886.**

Weiler, J. *Die Bildungsanomalien der Nebenniere und deren pathologische Bedeutung. Inaug.-Diss. Kiel* **1885.**

Weiss, B. *Zur Kenntnis der von versprengten Nebennierenkeimen ausgehenden Geschwülste. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. XXIV. p. 34—55.* **1898.**

Weldon, W. F. R. *On the head-kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Quart. Journ. micr. Soc. Vol. XXIV. p. 171—183.* **1884.**

Weldon, W. F. R. *On the suprarenal bodies of Vertebrates. Ibid. Vol. XXV. p. 137—150.* **1885.**

Wenckebach, K. F. *The development of the blood-corpuscles in the embryo of Perca fluviatilis. Journ. of Anat. and Phys. London. Vol. XIX. p. 231—236.* **1885.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVIII. p. 225—251.* **1886.**

Whitehead, R. H. *The histogenesis of the adrenal in the pig. Americ. Journ. of Anat. Vol. II. p. 349—360.* **1903.**

Wiedersheim, R. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates der Crocodile und Schildkröten. Verh. d. X. internat. med. Kongr. Berlin* **1890.**

— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Crocodilen und Schildkröten. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI. p. 410—468.* **1890*.**

— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Crocodilen und Schildkröten. Anat. Anz. Bd. V. p. 337—344.* **1890.†**

Wiefel, A. *Ueber Adenome der Nieren. Inaug.-Diss. Bonn* **1883.**

Wiesel, J. *Accessorische Nebennieren im Bereiche des Nebenhodens. Wien. klin. Wochenschr. Jg. 11. No. 18. p. 443—444. Wien. med. Blätter. Jg. 21. No. 16.* **1898.**

— *Ueber accessorische Nebennieren am Nebenhoden beim Menschen und über Kompensationshypertrophie dieser Organe bei der Ratte. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CVIII. Abt. 3. p. 257—280.* **1899.**

— *Ueber Kompensationshypertrophie der accessorischen Nebennieren bei der Ratte. Centralbl. f. Phys. Bd. XII. Verhandl. des Physiol. Clubs zu Wien.* **1898.** *p. 780—783.* **1899*.**

— *Ueber die Entwickelung der Nebenniere des Schweines, insbesondere der Marksubstanz. Anat. Hefte. H. 50 (Bd. XVI. H. 1). p. 117—150.* **1900.**

— *Beiträge zur Anatomie und Entwickelung der menschlichen Nebenniere. Ebenda. H. 63. (Bd. XIX. H. 3.) p. 481—522.* **1902.**

— *Zur Entwickelung der menschlichen Nebenniere. Centralbl. f. Phys. Bd. XV. Verhandl. der Morphol.-Physiol. Gesellsch. zu Wien* **1901.** *p. 614—615.* **1902.**

— *Chromaffine Zellen in Gefäßwänden. Verhdl. der morph.-physiol. Gesellsch. in Wien. Jahrg. 1901/1902. Ebenda. Bd. XVI. p. 31.* **1903.**

— *Zur pathologischen Anatomie der Addison'schen Krankheit. Zeitschr. f. Heilk. Bd. XXIV. (N. F. Bd. IV) p. 257—281.* **1903.**

— *Zur Pathologie des chromaffinen Systems. Arch. pathol. Anat. Ad. CLXXVI. p. 103—114.* **1904.**

van Whijhe, J. W. *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems bei den Selachiern. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIII. p. 461—516.* **1889.**

Zander, R. *Ueber funktionelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu anderen Organen, speciell zum Gehirn. Kritische Studien auf Grund von Beobachtungen an menschlichen Mißgeburten. Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. VII. p. 489—535.* **1890.**

Zanfrognini, A. *Verhandl. d. ital. pathol. Gesellsch. Bd. II. No. 2.* **1902.**

Ziegler, H. E. *Die Entwickelung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 496—565.* **1887.**

Zuckerkandl, E. *Ueber Nebenorgane des Sympathicus im Retroperitonealraum des Menschen. Anat. Anz. Ergänzungsh. z. Bd. XIX. p. 95—107.* **1901.**

Inhaltsverzeichnis.

Zweites Kapitel. (Dritter Teil.)

Die Entwickelung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge.

Von

W. Felix und **A. Bühler.**

1. Allgemeine Entwickelung der Geschlechtsorgane. — Nomenklatur.

Eierstock und Hoden entstehen bis zu einer bestimmten Entwickelungsstufe völlig gleich. Ein jeder Wirbeltierembryo legt zuerst eine indifferente Keimdrüse an, aus welcher erst später durch Ausprägung bestimmter Charaktere das geschlechtlich differenzierte Organ hervorgeht. Die Geschlechtsdifferenzierung an der Keimdrüse selbst vergesellschaftet sich mit einer zweiten, einer Differenzierung an anderen Organen, welche für jedes der beiden Geschlechter charakteristische Abänderungen oder Neubildungen hervorruft; die Geschlechtsdifferenzierung an anderen Organen kann häufig vor derjenigen der Keimdrüse selbst auftreten, so daß schon im Zustande der indifferenten Keimdrüse das spätere Geschlecht bestimmt werden kann.

Zu den Geschlechtscharakteren an anderen Organen gehören:

1) Die Ausbildung differenter Ableitungswege für die Keimprodukte. Ein Teil der weiblichen Vertebraten entwickelt besondere Eileiter, die bei den Männchen entweder fehlen oder, wenn angelegt, wieder fast vollständig zurückgebildet werden (sämtliche Vertebraten mit Ausnahme des Amphioxus, der Cyclostomen, einiger Teleostier und der Lämargiden). Umgedreht erzeugen die männlichen Vertebraten einen besonderen Ductus deferens, sei es selbständig (Teleostier), sei es unter Benützung des primären Harnleiters und eines Teiles der Urnierenkanälchen (Ganoiden, Selachier, Dipnoër, Amphibien und Amnioten). Der Ductus deferens wird bei den Weibchen entweder gar nicht angelegt oder nach der Anlage wieder zurückgebildet. Amphioxus, die Cyclostomen, die oben erwähnten Teleostier und die Lämargiden erwerben gleichfalls Ableitungswege für ihre Genitalprodukte; dieselben weisen aber bei den Geschlechtern keine Differenzierung, weder in der Anlage, noch in der Ausbildung, auf.

2) Die differente Ausbildung der äußeren Geschlechtsorgane.

3) Die Ausbildung besonderer Hilfsorgane für die Begattung im weitesten Sinne.

Zu den Geschlechtscharakteren der Keimdrüse selbst gehören:

1) die Umwandlung der Genitalzellen zu Eiern oder Spermatogonien,

2) die Ausbildung von Eifollikeln und Hodenkanälchen.

Die gemeinsame Abstammung von Eizelle und Spermatogonie aus der gleichen Mutterzelle erklärt die Häufigkeit von Hermaphroditen während der Entwickelung; bei fast allen Anamniern erzeugen die Genitalzellen regelmäßig nicht bloß Eier und nicht bloß Spermatogonien, eine kleine Minderheit derselben wird immer die für das andere Geschlecht charakteristischen Geschlechtszellen hervorgehen lassen.

Die Anlage der indifferenten Keimdrüse besteht bei sämtlichen Vertebraten in der Ausbildung besonderer Zellen zwischen den gewöhnlichen Cölomzellen. Diese besonderen Zellen, „Genitalzellen", zeichnen sich durch die Größe ihres Zellleibes und ihres Zellkernes, durch ihre geringe Färbbarkeit, durch die lange Erhaltung von Dotterplättchen in ihrem Protoplasma, sowie manchmal durch specielle Form des Kerns (Zwillingsform) vor den übrigen Zellen, den „Somazellen", aus. Die Herkunft der Genitalzelle ist nicht mit aller Bestimmtheit anzugeben. Bisher nahm man an, daß die Genitalzellen besonders differenzierte Cölomzellen seien, neuerdings mehren sich aber auch bei Wirbeltieren bis hinauf zu den Amnioten die Beobachtungen, die einer besonderen Abstammung das Wort reden. Nach diesen neuen Befunden, welche in den folgenden Kapiteln für jede Vertebratenklasse einzeln aufgeführt werden, sind die Genitalzellen Zellen, welche schon früh, häufig vor der Differenzierung des Mesoderms auftreten und welche übereinstimmend auf Furchungszellen zurückgeführt werden. Diesen Ergebnissen an Wirbeltieren entsprechen ähnliche an vielen Klassen der Wirbellosen, bei denen — ich denke hier an Ascaris mecalocephala (Boveri 1892) — schon bei der ersten Teilung des Eies differente Furchungszellen gebildet und bei denen von der 7. Generation ab eine Zelle immer nur Genitalzellen, die übrigen Zellen somatische Zellen erzeugen.

Die bestbegründete Theorie über die Entstehung des Mesoderms der Wirbellosen führt die sekundäre Leibeshöhle und ihre Wand auf die Gonadensäcke der Formen mit primärer Leibeshöhle zurück (Hatschek 1878, Bergh 1885, E. Meyer 1890, Goodrich 1895, Lang 1903). Ursprünglich war jede Zelle des Gonaden- resp. Mesodermsackes befähigt, Eier zu bilden, dann wurde die Fähigkeit auf wenige Zellen an bestimmter Stelle beschränkt und die übrigen Zellen zu somatischen Zellen, oder, wie wir vorsichtig sagen wollen, zu Zellen, welche die Eibildungsfähigkeit verloren haben, differenziert. Theoretisch ist es deshalb nicht richtig, die Genitalzellen als besonders differenzierte Mesodermzellen zu bezeichnen, im Gegenteil, die Genitalzellen entsprechen den ursprünglichen Mesodermzellen, die übrigen Mesodermzellen samt den Cölomzellen sind weiter differenzierte Zellen. Wenn wir daher in den speciellen Abschnitten neben den durch den Furchungsprozeß ausgeschiedenen Genitalzellen, welche ich als die primären bezeichne, noch Genitalzellen aus gewöhnlichen Cölomzellen entstehen sehen, so wäre das theoretisch keine Weiterdifferenzierung.

sondern eine Rückdifferenzierung, die betreffenden Cölomzellen gewinnen aus uns unbekannten Ursachen und auf uns unbekanntem Wege die scheinbar aufgegebenen Charaktere zurück, sie sind theoretisch latente Genitalzellen, die in späteren Zeiten wieder manifest werden. Da diese Genitalzellen zeitlich um ein Bedeutendes später auftreten und nur theoretisch auf die ersten Genitalzellen zurückzuführen sind, bezeichne ich sie in den folgenden Kapiteln als sekundäre Genitalzellen. Primäre Genitalzellen besitzen Amphioxus, Selachier, viele Teleostier, Petromyzonten, Amphibien, Reptilien und Vögel, keine primären Genitalzellen besitzen einige Teleostier und vielleicht die Säuger, sekundäre Genitalzellen sind nicht nachzuweisen bei Amphioxus. Noch nicht zu entscheiden ist die Frage nach den primären und sekundären Genitalzellen bei Myxinoiden, Ganoiden und Dipnoërn.

Die primären Genitalzellen entstehen bei den Holoblastiern in der Umgebung des Darmes, bei den Meroblastiern außerhalb des Embryo am Boden der Furchungshöhle und in dem Keimwall. Da die Keimdrüse sich bei allen Vertebraten-Embryonen an einer bestimmten Stelle zwischen Urniere resp. primärem Harnleiter und der Radix mesenterii befindet, müssen wir eine Wanderung der Genitalzellen annehmen; die Annahme einer Wanderung führt uns aber sofort zu der Aufstellung der neuen Begriffe „Genitalregion", „regionäre" und „extraregionäre Genitalzellen". Solange die Genitalzellen wandern, sind sie extraregionär, sind sie am Ziele ihrer Wanderung angelangt, werden sie zu regionären Genitalzellen. Ob alle wandernden Genitalzellen ihr Ziel erreichen, ist ungewiß; Degenerationserscheinungen sind an ihnen nicht häufig; auch eine Verirrung der Genitalzellen ist nicht mit Bestimmtheit auszuschließen, weil nicht alle von der Furchung her aufgesparten Reservezellen zu Genitalzellen werden; die ersten Blutzellen können z. B. das typische Bild einer Genitalzelle zeigen und sich dann weit entfernt von der Genitalregion und dem direkten Wege zu derselben befinden. Latente Genitalzellen sind von Anfang an stets regionär, mir ist kein sicher begründetes Beispiel bekannt, daß außerhalb der Genitalregion sekundäre Genitalzellen gebildet werden. Das Cölomepithel der Genitalregion wird durch Einwanderung von Genitalzellen oder durch Umwandlung gewöhnlicher Cölomzellen zu solchen in ein besonderes Epithel, das „Keimepithel" (WALDEYER 1870) umgewandelt. Ich verstehe also unter dem Begriff Keimepithel — unter Einschränkung der WALDEYER'schen Benutzung der Bezeichnung — ein Gemisch von Cölomzellen und Genitalzellen. Die gewöhnlichen Cölomzellen der Genitalregion behalten ihren Charakter nicht bei, sie reagieren gleichsam auf den durch die Einwanderung der Genitalzellen ausgelösten Reiz und werden cylindrisch; diese Umwandlung abgeplatteter Cölomzellen in Cylinderzellen darf aber nicht das Entscheidende für den Gebrauch des Namens sein, das Entscheidende bildet allein die Mischung der beiden Zellarten, denn bei allen Vertebraten-Embryonen lassen sich stets Stellen der Leibeswand auffinden, namentlich überall da, wo parietales und viscerales Blatt des Peritoneums einander bis fast zur Berührung genähert sind, an denen statt des abgeplatteten Epithels ein mehr kubisches oder gar cylindrisches Epithel sich zeigt. Mit Einschränkung des Begriffes „Keimepithel" entziehe ich vielen Stellen des Cölomepithels diese Bezeichnung. So vor allen Dingen der Stelle,

von welcher aus der kraniale Abschnitt des Müller'schen Ganges entsteht. Wie eine Stelle des Cölomepithels zum Keimepithel werden kann, so kann sie diese Eigenschaft verlieren. Ich habe deswegen im speciellen Teil alle Keimepithelien, welche durch Auswanderung ihrer Genitalzelle das charakteristische Gepräge verloren haben, wieder als gewöhnliches Cölomepithel bezeichnet, gleichgültig, ob sie die abgeplatteten Formen desselben annehmen, oder ob sie kubisch bleiben.

Das Keimepithel des Amphioxus entwickelt sich im Ursegmentstiel (p. 627), und da dieser mit dem Ursegment in Zusammenhang bleibt, kann es seine diskontinuierliche Anlage bewahren, infolgedessen sind Hoden und Eierstock des Amphioxus keine einheitlichen Organe, sondern eine Summe von Einzelorganen. Bei den Selachiern läßt sich in der ersten Anlage, da die primären Genitalzellen zunächst in die Ursegmentstiele einwandern, eine Metamerie und eine Diskontinuität der Anlage nachweisen, in späteren Stadien verschwinden dieselben und kommen nur im Hoden des Hexanchuszwitters (p. 683) wieder zum Vorschein. Bei den übrigen Vertebraten ist die Anlage von Anfang an kontinuierlich; in der Urogenitalverbindung kommt aber die ursprüngliche Metamerie doch wieder zur Geltung und kann wie bei dem Hoden des Ichthyophis sogar die Diskontinuität zurückführen.

Die Vermehrung der Genitalzellen führt zu einer Vergrößerung der Genitalregion und damit wegen Raummangels zur Bildung der Genitalfalte des Peritoneums, die Faltenbildung erfolgt natürlich in der Richtung des geringsten Widerstandes, d. h. gegen die Leibeshöhle zu; ist die Genitalfalte ausgebildet, umschließt sie sämtliche Genitalzellen, sie bildet also das Genitalzellenlager. Früher oder später entwickelt sich im Innern der Falte Bindegewebe, wir sprechen von einem Stromakern der Genitalfalte. Die Längsausdehnung der Genitalregion ist in der Anlage größer als in ihrer späteren Ausbildung; die Genitalfalte wird entsprechend der größeren Anlage entwickelt und kann deshalb, wenn sie nicht gleichfalls zurückgebildet wird, Abschnitte zeigen, welche kein Keimepithel enthalten. Da die Keimepithelpartieen regelmäßig die Mitte der Genitalregion einnehmen, wird die Genitalregion in drei Abschnitte zerlegt, einen progonalen, kranial von dem Keimepithel führenden Abschnitt, einen gonalen, den Keimepithel führenden Abschnitt selbst und einen epigonalen, kaudal von diesem; progonaler und epigonaler Abschnitt der Genitalfalte stellen somit ein Genitalzellenlager ohne Genitalzellen dar. Auch der gonale Abschnitt der Genitalfalte trägt bei sämtlichen Vertebraten-Embryonen nicht überall an seiner Peripherie einen Keimepithelüberzug, das Keimepithel wird auf einen bestimmten Abschnitt, die „Keimzone", beschränkt, die übrigen Abschnitte sind dann mit gewöhnlichen Cölomzellen überkleidet; die Keimzone des gonalen Abschnittes kann sowohl wachsen als rückgebildet werden.

Wandelt sich die indifferente zur differenten Keimdrüse um, kann die Umwandlung zu dem einen Geschlecht früher eintreten als die zu dem anderen. Eine allgemein gültige Antwort für die Frage, welches Geschlecht sich früher ausprägt, läßt sich nicht geben, doch tritt bei den meisten Vertebraten die Differenzierung zum Weibchen früher ein (Ausnahme: Selachier).

Die Differenzierung zum Weibchen markiert sich durch die Umbildung der Genitalzelle zum Ei und durch die Ausbildung des Ei-

follikels. Das junge Ei wird sich stets durch seine excessive Größe erkennen lassen, nur für die ersten Stadien der Umwandlung der Genitalzelle zum jungen Ei benutzt man das Auftreten eines stark ausgebildeten Kernkörperchens als besonderes Merkmal. Das junge Ei umgiebt sich sehr bald, häufig noch innerhalb des Keimepithels, mit einer Schicht gewöhnlicher Cölomzellen. Aus dieser Hülle entwickelt sich das Follikelepithel. Seine Herkunft läßt sich nicht bei allen Vertebraten mit absoluter Sicherheit bestimmen; wo das aber möglich ist und wo genaue, mit modernen Mitteln unternommene Untersuchungen vorliegen, ist die Umwandlung gewöhnlicher Cölomzellen in das Follikelepithel sichergestellt.

Durch die Ausbildung von Eiern und Eifollikeln, durch die Neubildung von Genitalzellen und gewöhnlichen Cölomzellen schichtet sich das Keimepithel. Die jungen Eier werden dem Stroma zugedrängt, während die neugebildeten Genitalzellen mehr die oberflächlichen Schichten einnehmen. Die Größe des wachsenden Eies macht die Grenzlinie zwischen Keimepithel und Stromakern wellig, zwischen den großen Eiern dringt Bindegewebe in das Keimepithel ein und scheidet dasselbe in verschiedene Abschnitte. Je nach der Reichhaltigkeit des eindringenden Bindegewebes und je nachdem, ob es in feinen oder dicken Strängen eindringt, wird das Keimepithel bald mehr den Eindruck einer geschlossenen Masse (Hühnchen), bald mehr den einzelner, nur an ihrer Außenseite durch Keimepithelschichten zusammengehaltener Stränge machen (Selachier); die Stränge bezeichne ich im Nachfolgenden als E i s t r ä n g e. Die jungen Eifollikel werden auf den verschiedensten Entwickelungsstufen durch einwachsendes Bindegewebe von ihrem Mutterboden abgetrennt; ihre Theca folliculi ist überall bindegewebigen Ursprunges.

Der Hoden entsteht bei allen Vertebraten mit Ausnahme des Amphioxus und der Cyclostomen aus doppelter Quelle. Einmal entwickeln sich aus den Genitalzellen die Spermatogonien, andererseits aus den BOWMAN'schen Kapseln der benachbarten MALPIGHI'schen Körperchen die sog. G e n i t a l s t r ä n g e. Letztere sind solide Epithelzapfen, welche bald in dichter Folge, bald durch größere Zwischenräume voneinander getrennt, je nach der Anordnung der MALPIGHI-schen Körperchen der Urniere, in die Genitalfalte einwachsen. Die einzelnen querverlaufenden Genitalstränge verbinden sich untereinander durch, im besten Falle, zwei Längskommissuren, von denen die eine an der Basis der Genitalfalte unmittelbar neben der Urniere liegt und als N i e r e n r a n d k a n a l bezeichnet wird, die andere sich erst innerhalb der Genitalfalte in verschiedener Höhe ausbildet und den Namen des H o d e n c e n t r a l k a n a l s führt. Beide Längskommissuren können unvollkommen ausgebildet oder durch Netze ersetzt werden; dabei kann e i n Netz beiden Längskommissuren entsprechen. Durch die Genitalstränge und die Urnierenkanälchen wird der Hoden mit dem primären Harnleiter verbunden und dieser dadurch zum Ductus deferens umgewandelt.

Bei den Teleostiern entwickelt sich ein Ductus deferens unabhängig von der Urniere und dem primären Harnleiter; ob er dem Nierenrandkanal oder dem Hodencentralkanal einer Urogenitalverbindung entspricht, ist noch nicht festgestellt; auf keinen Fall ist er mit dem aus dem primären Harnleiter hervorgegangenen Ductus deferens anderer Wirbeltiere zu vergleichen. In seiner weiteren Entwickelung,

in seiner Verbindung mit den Samenkanälchen verhält er sich genau wie ein Hodencentralkanal.

Die Spermatogonien wandern entweder direkt in die Genitalstränge ein (Amphibien, Amnioten) oder bilden mit den sie bekleidenden gewöhnlichen Cölomzellen besondere Stränge (Vorkeimstränge), welche mit den Genitalsträngen in Verbindung treten (Selachier); in letzterem Falle stellen die Genitalzellen und die indifferenten Cölomzellen die eigentlichen Samenkanälchen, die Genitalstränge lediglich die Ausführungsgänge dar; aus den eigentlichen Samenkanälchen können sich noch die Genitalzellen unter Bildung besonderer Acini, den Hodenampullen, sondern, so daß in diesem speciellen Fall nur die Hodenampullen Samenfäden erzeugten, die Samenkanälchen und die Genitalstränge lediglich als Ausführungsorgane funktionierten.

Die Spermatogonien sind gegenüber ihren Mutterzellen, den Genitalzellen, wenig verändert; infolgedessen sind sie viel schwerer zu unterscheiden und werden so lange unter den Begriff Genitalzellen eingereiht werden, bis sie nicht in typischen Nestern, den Hodenampullen, liegen; die Diagnose auf Hodenampullen muß, solange keine Spermatogenese eingetreten und solange keine Geschlechtsmerkmale an anderen Organen zu ihr zwingen, per exclusionem gestellt werden, d. h. man sagt sich, das Alter des Embryo ist derartig, daß bei dem weiblichen Geschlecht längst junge Eier da sein sollten, da dieselben aber fehlen, müssen diese Zellennester junge Hodenampullen sein. Infolge der Schwierigkeit, Spermatogonien in jungen Keimdrüsen zu unterscheiden, sind fast alle Hermaphroditen, welche nur wenige Geschlechtszellen des anderen Geschlechts tragen, als Männchen bekannt; die jungen Eier sind eben unter den Hodenampullen leicht herauszulesen, die Spermatogonien dagegen werden unter den jungen Eiern wohl regelmäßig als noch indifferente Genitalzellen bestimmt.

Die Hoden des Amphioxus und der Cyclostomen werden nur vom Keimepithel aus gebildet, Genitalstränge gelangen hier nicht zur Entwickelung; ihr Fehlen kann man theoretisch doppelt erklären: als Nichtausbildung oder Rückbildung (s. Schlußkapitel).

Die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüse sind verschieden gestaltet. Ich unterscheide vier Gruppen: 1) selbstständige Ableitungswege gemeinsam für beide Geschlechter (Amphioxus, Myxinoiden, Petromyzonten und Lämargiden), 2) selbständige Ableitungswege verschieden für beide Geschlechter (Teleostier), 3) selbständige Ableitungswege für das weibliche Geschlecht, Umwandlung von Teilen der Urniere in den Ableitungsweg des männlichen Geschlechts (Ganoiden, Dipnoër, Amphibien, Amnioten), 4) gemeinsame Entstehung der Ausführungsgänge beider Geschlechter aus Teilen der Urniere (Selachier ohne Lämargiden).

Die Vertreter der ersten Gruppe haben das Eine gemeinsam, daß die Geschlechtsprodukte durch Platzen der Eifollikel und Hodenampullen in die Bauchhöhle entleert werden. Aus der Bauchhöhle gelangen sie durch die Pori abdominales nach außen. Die Pori abdominales nehme ich in der Vierzahl an, zwei mittlere, dorsal vom Darm zu beiden Seiten des dorsalen Mesenteriums, und zwei seitliche an der rechten und linken Seite desselben. Alle vier gehen aus Verlängerungen der Leibeshöhle hervor, welche schließlich nach außen durchbrechen. Die Pori abdominales treten nie in ihrer vollen Zahl in den Dienst des Geschlechtssystems, entweder sind die beiden mittleren als

Ableitungswege bestimmt oder die beiden seitlichen, manchmal auch nur ein seitlicher, die beiden mittleren können durch Rückbildung des Mesenterium dorsale zu einem Porus verschmelzen. Alle Pori abdominales, welche sekundär in den Dienst des Geschlechtssystems eintreten, bezeichne ich als Pori genitales: ein Porus abdominalis, welcher sonst zum Porus genitalis wird, kann, wenn ein selbständiger Eileiter, oder ein selbständiger Ductus deferens entwickelt wird, als Porus abdominalis neben diesen persistieren. Amphioxus gehört eigentlich nicht in diese Gruppe, bei ihm verlötet die Gonadenwand mit der Wand des Peribranchialraumes, Eier und Samenfäden gelangen durch Platzen der verschmolzenen Wände unter Ausschaltung der Leibeshöhle direkt in den Peribranchialraum, d. h. nach außen; die Geschlechtsprodukte werden also hier auf keinem vorgebildeten Weg nach außen entleert.

In der zweiten Gruppe finden wir nur die Teleostier. Die Ableitungswege für das weibliche Geschlecht sind verschieden. Als selbständige Ableitungswege, unabhängig von der Keimdrüse, können die beiden mittleren untereinander verschmolzenen Pori abdominales funktionieren, an sie kann ein Ableitungsweg angegliedert werden, welche von dem Eierstock selbst gebildet wird. Dieser Ableitungsweg liegt, fertig entwickelt, scheinbar stets innerhalb der Genitalfalte, er entsteht aber auf ganz verschiedene Art und Weise. Einmal wird eine Rinne entlang der Keimzone und dem epigonalen Abschnitt der Genitalfalte ausgehöhlt, die Rinne schnürt sich ab und wird zum Rohr: zweitens, die Genitalfalte schlägt lateralwärts um, verschmilzt an ihrer freien Kante mit der dorsalen Leibeswand und bildet gleichfalls ein Rohr; das erste Rohr nenne ich den entoovarialen Eileiter, das andere den parovarialen Eileiter. Beide Kanäle sind nicht zu verwechseln mit dem centralen Eierstockskanal, wie er bei den Reptilien ähnlich wie der centrale Hodenkanal durch Ausbildung einer Längskommissur zwischen den persistierenden Genitalsträngen entsteht.

Der Ableitungsweg für das männliche Geschlecht entsteht selbständig, unabhängig von der Keimdrüse und unabhängig von den Pori abdominales.

In der dritten Gruppe entwickeln die Weibchen einen selbständigen Gang, unabhängig von Keimdrüse und Nierensystem, bei den Männchen tritt der primäre Harnleiter durch eine Verbindung der vordersten Urnierenkanälchen mit den Hodenampullen oder den sie repräsentierenden Zellen in den Dienst des Genitalsystems über (Urogenitalverbindung).

In der vierten Gruppe entsteht der weibliche Ausführungsgang durch Abspaltung von dem primären Harnleiter, während als männlicher Ausführungsgang genau so wie bei der dritten Gruppe der ganze primäre Harnleiter mit den vordersten Urnierenkanälchen dient.

2. Geschlechtsdrüsen des Amphioxus.

Die Geschlechtsdrüsen des Amphioxus sind die einzigen innerhalb des Wirbeltierstammes, welche regelmäßig aus einzelnen metamer angeordneten und voneinander unabhängigen Segmenten (den Gonaden) bestehen. Anlage und Ausbildung der einzelnen Gonaden verlaufen

vollständig gleich, nur sind die mittleren immer den ersten kranialen und letzten kaudalen in der Entwickelung voraus. Ich schildere ihre erste Anlage in der Hauptsache nach der Untersuchung Boveri's (1892b), ihre weitere Ausbildung nach der von Zarnik (1904).

Die indifferente Keimdrüse.

Die ersten Spuren der Gonaden treten bei jungen Tieren von weniger als 3 mm Länge (Zarnik 1904) als kleine solide Häufchen von Genitalzellen auf. Die Häufchen finden sich regelmäßig in den Segmenten 9 resp. 10 bis 34 resp. 35 (Zarnik 1904), und zwar im

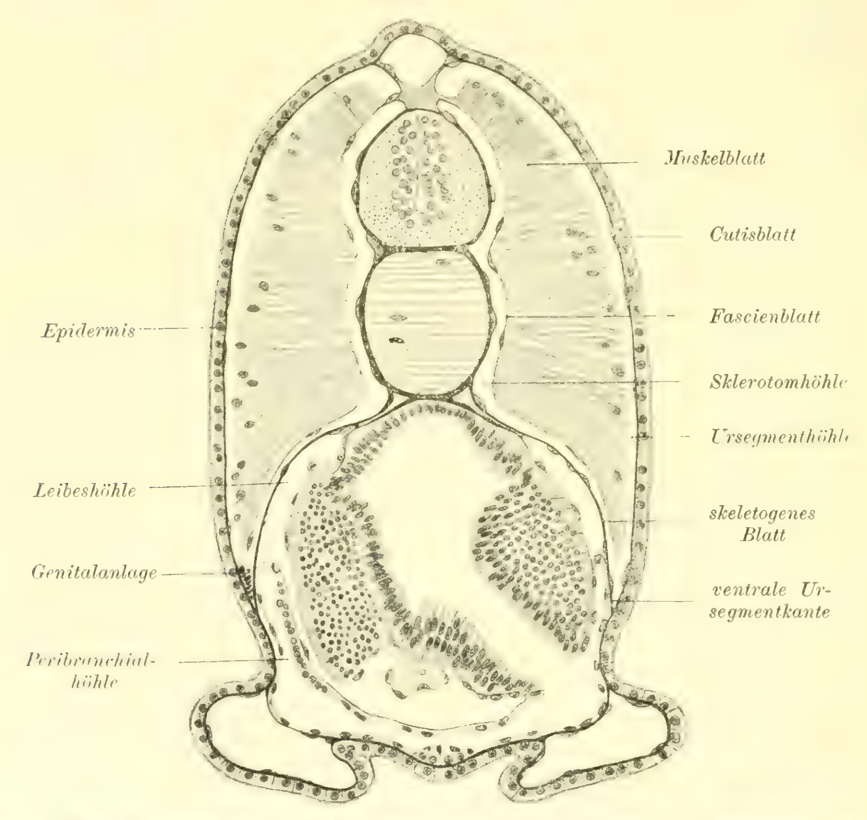


Fig. 382. Querschnitt eines Amphioxus von 5 mm Länge zur Darstellung der ersten Genitalanlage. Nach Boveri (1892b). — Durch die gewaltige Entwickelung des Sklerotoms wird seine Lichtung gleichwertig der Ursegmentlichtung. Beide Lichtungen erscheinen wie Teile einer Höhle, in welche das Muskelblatt, mit seiner dorsalen Kante gekrösartig befestigt, frei hineinhängt. An der ventralen Kante des linken Ursegmentes liegt die erste Genitalanlage.

Bereiche der ventralen Kante des Ursegmentes, da wo das Cutisblatt in das skeletogene Blatt übergeht. Zum Verständnis ihrer Lagerung diene Fig. 382, welche von Boveri insofern schematisiert wurde, als statt der zahlreichen Muskelquerschnitte, welche ein Schnitt senkrecht auf die Längsachse des Tieres trifft, nur ein einziger zur Darstellung kam. Zur Zeit der Gonadenanlage sind die einzelnen Teile resp.

Blätter des Ursegmentes bereits voll entwickelt. Von außen nach innen vorgehend, treffen wir (s. rechte Seite der Fig. 382) erstens das Cutisblatt, welches, aus einer Lage abgeplatteter Zellen zusammengesetzt, dem Ektoderm innig anliegt, zweitens einen Hohlraum, die eigentliche Ursegmenthöhle, drittens das Muskelblatt, welches die mediale Wand der Ursegmenthöhle bildet und infolge der Ausbildung von Muskelfasern einen ansehnlichen Dickendurchmesser besitzt, viertens das Fascienblatt, welches gleichsam als eine abgeplattete Grenzmembran des Muskelblattes erscheint, fünftens die Sklerotomhöhle und endlich sechstens das skeletogene Blatt, welches dem Medullarrohr, der Chorda und schließlich einem Teil der Leibeshöhlenwand anliegt. Das skeletogene Blatt geht am ventralen Rande des Ursegmentes unter Bildung eines spitzen Winkels in das Cutisblatt über. Dieser ventrale Winkel, und zwar sein kranialer Abschnitt nahe der vorderen Ursegmentwand, giebt den Mutterboden für die Anlage einer Gonade ab. BOVERI faßt mit Recht diesen ventralen Abschnitt des Ursegmentes als Homologon eines Ursegmentstieles der Cranioten auf, die frühzeitige Ablösung des Ursegmentes ist dann in diesem Falle durch eine Trennung zwischen Ursegmentstiel und Seitenplatte, und nicht wie sonst zwischen Ursegment und Ursegmentstiel erfolgt. Auf der linken Seite der Fig. 382 ist dieser Winkel von einem Häufchen Zellen ausgefüllt, welche schon alle Charaktere von Genitalzellen tragen: großen, intensiv färbbaren Kern, reichliches, etwas gekörntes Protoplasma (Fig. 383).

HATSCHEK (1881) fand in diesem Winkel bei Larven mit 5 Kiemenspalten nur eine einzige große Zelle: es ist denkbar, daß diese durch

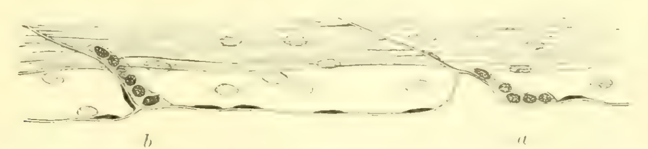


Fig. 383, aus BOVERI (1892 b). Flächenpräparat der ventralen Ursegmentkante zur Darstellung des Ortes der ersten Genitalanlage. — In Segment *a* liegt die Genitalanlage noch an der ventralen Kante des Ursegmentes, im Segment *b* ist sie an die vordere Wand desselben emporgestiegen.

Teilung den Haufen kleiner Genitalzellen erzeugt, welchen das 5 mm lange Tier besitzt; es wäre dann der zeitliche Beginn der Anlage eventuell viel weiter zurückzulegen (BOVERI 1892, ZARNIK 1904). Ueber die genaue Lagebeziehung der Genitalzellenhäufchen zur ventralen Kante des Ursegmentes soll Fig. 383 orientieren. Die Figur stellt einen Längsschnitt durch den unteren Teil eines Ursegmentes dar, die untere als Doppelkontur gezeichnete Grenzlinie entspricht der Kante, in welcher skeletogenes und Cutis-Blatt ineinander übergehen; wie schon der Querschnitt der Fig. 382 zeigt, schiebt sich das Muskelblatt unter Verjüngung in den ventralen Ursegmentwinkel ein, zwischen dem Scheitel des letzteren und seiner ventralen Kante bleibt ein im Längsschnitt rechteckiger Hohlraum ausgespart (Fig. 383). Dieser Hohlraum wird begrenzt nach vorn durch die vordere Dissepimentwand des Ursegmentes, nach oben durch die ventrale Kante des Muskelblattes, nach hinten durch die hintere Dissepimentwand und nach unten durch die ventrale Kante des Ursegmentes. Die Zellen der Dissepimente

und der ventralen Kante sind abgeplattet und einschichtig angeordnet. Nur da, wo die ventrale Kante des Ursegmentes an das vordere Dissepiment anstößt (Fig. 383a) liegt eine Reihe großer Zellen, welche sich scharf gegen die abgeplatteten Zellen absetzen, das sind die Genitalzellen. Die Genitalanlagen scheinen gleichzeitig in der ganzen Genitalregion aufzutreten, wenigstens spricht Boveri von einigen 20 Zellenhäufchen, die alle im Stadium der ersten Anlage sich befinden. Die anfangs bei Tieren bis zu 5 mm Länge auf der ventralen Kante des Ursegmentes gelagerten Zellen schieben sich später wahrscheinlich infolge einer vertikalen Streckung des Ursegmentes (Zarnik 1904) auf die hinteren Flächen des vorderen Dissepimentes hinauf (Fig. 383b). Gleichzeitig mit dieser Lageänderung der Genitalanlage treten an der hinteren Wand des nächstvorderen Ursegmentes, also an der vorderen Fläche des Dissepimentes, entsprechend der Ausdehnung des Genitalzellenlagers an der hinteren Dissepimentfläche, gleichfalls vergrößerte Zellen auf (Fig. 384), doch sind sowohl die

Fig. 384.

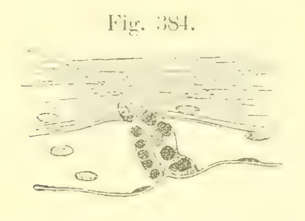


Fig. 385.



Fig. 384, aus Boveri (1892 b).

Fig. 385, aus Zarnik (1904). Die Genitalanlage buchtet sich bruchsackartig, die Dissepimentwand vor sich hertreibend, in das vordere Segment ein. Herstellung des Präparates wfe in Fig. 383.

Kerne, als die Zellen selbst kleiner als die gegenüberliegenden Genitalzellen. Bei Tieren von 7—10 mm Länge (Zarnik 1904) buchtet sich infolge Wachstums der einzelnen Genitalzellen und durch Vermehrung ihrer Zahl das Genitalzellenlager unter bruchsackartiger Vortreibung der vorderen Dissepimentwand in das nächstvordere Segment vor. Die beiden Segmente, welche zu der Gonadenanlage in Beziehung stehen, will ich fortan nach dem Vorschlag von Legros (1896) als n^{tes} (das hintere) und als $n-1^{tes}$ (das vordere) Ursegment bezeichnen: das eingestülpte Epithel des $n-1^{ten}$ Segmentes will ich den visceralen Epithelüberzug, das übrige Epithel des gleichen Segmentes den parietalen Epithelüberzug der Gonade nennen. Der Einstülpungsvorgang erfolgt unter günstigen Verhältnissen (Zarnik 1904) so, daß das Genitalzellenlager nicht als solide ungeordnete Masse in den Bruchsack eintritt, sondern als eine deutliche Ausstülpung (Fig. 385), in welche sich der Hohlraum des n^{ten} Segmentes fortsetzt; die spätere Gonadenhöhle ist also von Anfang an, wenn auch latent, vorhanden und ist ein Abkömmling der Ursegmenthöhle des n^{ten} Segmentes. Die genaueren Verhältnisse bei diesem Einstülpungsvorgang beschreibt Zarnik (1904) an der Hand dreier Schemata (Fig. 386). Bei Tieren von 6 mm Länge erfolgt zunächst keine Einstülpung, sondern der Genitalzellenhaufen schiebt sich längs der medialen Ursegmentwand, das ist längs des skeletogenen Blattes kranialwärts vor, dabei hebt er das Epithel des $n-1^{ten}$ Segmentes

von der darunter liegenden Stützlamelle (in der Figur als dicker schwarzer Strich gezeichnet) ab und legt sich mit seiner medialen Seite dieser Stützlamelle an; erst wenn diese Lagebeziehung hergestellt ist, beginnt

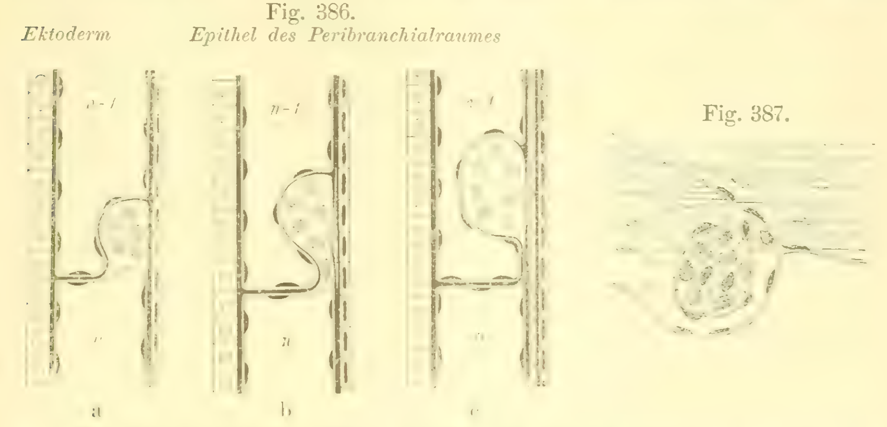


Fig. 386, aus ZARNIK (1904). Die drei Schemata sollen den genauen Vorgang der Einstülpung der Genitalanlage in das n—1te Segment skizzieren. Alle drei sind als Frontalschnitte gedacht.

Fig. 387, aus BOVERI (1892b). Die Figur soll die Entstehung des Gonadenstieles zeigen. Herstellung des Präparates wie in Fig. 383.

bei Tieren von 7—10 mm Länge, wie das die Figg. 386b und c zeigen, die Einstülpung in den Hohlraum des n—1ten Segmentes. Anfangs sind es nur wenige Zellen, die in den Bruchsack einwandern, schließlich sind aber sämtliche Genitalzellen in demselben untergebracht und stehen mit dem Muttersegment, dem nten Segment, nur noch durch einen schmalen Stiel (Gonadenstiel) in Verbindung (Fig. 386c, 387), welcher sich bis zum Dissepiment verfolgen läßt. Schon auf dieser Entwickelungsstufe besteht die Anlage nicht mehr aus einer einzigen Zellensorte, denn zwischen den großen Genitalzellen mit hellem, von einem deutlichen Chromatinnetz durchzogenem Kern treten überall kleine Zellen mit sich dunkel färbendem Kern auf; der Gonadenstiel besteht nur aus Zellen der letzteren Sorte. Der Gonadenstiel wird bei Tieren von 10 mm Länge zurückgebildet, damit verliert die Gonadenanlage ihre Beziehung zum nten Segment und kommt vollständig in den Hohlraum des n—1ten Segmentes zu liegen, nur an ihrer medialen Fläche bleibt sie mit der Stützlamelle der Ursegmente in Verbindung (Fig. 386c). Diese Verbindungsstelle zwischen medialer Gonadenfläche und Stützlamelle wird der Sitz wichtiger Veränderungen, ich will diesen Abschnitt der gemeinsamen Stützlamelle aller Ursegmente als Stützlamelle der Gonade bezeichnen. In dem dorsalen Abschnitt dieser Gonadenstützlamelle entwickelt sich bereits bei Tieren zwischen 4,5 und 5 mm Länge (ZARNIK, BOVERI) in jedem Segment ein wandungsloser Spaltraum (Fig. 386b); die einzelnen Spalträume fließen weiterhin untereinander zu einem großen langen Spaltraum zusammen (Fig. 386c), und bilden so ein Längsgefäß, die Genital-Pfortader (ZARNIK 1904), welche der Vena cardinalis der Cranioten entspricht; die Genitalpfortader ist zeitlebens wandungslos und grenzt deswegen fast unmittelbar an die Zellen der Genitalanlagen an, nur eine minimale Menge von Stützsubstanz trennt beide Teile (Fig. 388). Die Genitalpfortader

bildet das ernährende Gefäß der Gonade, die Stelle der Genitalanlage. welche dem Gefäß unmittelbar anliegt, wird als Nabel (Fig. 389) bezeichnet (Neidert und Leiber 1903). Bei Tieren zwischen 7 und 12 mm Länge tritt in der Gonadenanlage eine Lichtung auf, die Keimhöhle, sie ist, wie wir oben erörtert haben, als ein Derivat der Höhle des n^{ten} Segmentes aufzufassen. Das Auftreten der Keimhöhle ist bei beiden Geschlechtern verschieden, sie erscheint bei weiblichen Tieren meist früher als bei männlichen. Mit der Ausbildung des hohlen Gonadensackes ist die Periode der indifferenten Keimdrüse abgeschlossen. Von hier aus gehen die Entwickelung des Eierstockes und die Entwickelung des Hodens ihren besonderen Weg. Die Ausbildung der Geschlechtsdifferenz erfolgt nicht mehr gleichzeitig an allen Gonaden der Genitalregion, die mittleren Gonaden gehen in der Differenzierung voraus (Langerhans 1876), infolgedessen kann man an den vorderen und hinteren Gonaden in dem indifferenten Zustand bereits das Geschlecht bestimmen.

Die Entwickelung des Hodens.

Ich schildere die Entwickelung des Hodens nach der außerordentlich klaren Arbeit von Zarnik (1904). Die Gonade erscheint infolge der Ausdehnung ihrer Lichtung wie ein großer Sack, dessen innere Auskleidung die zu einem kubischen Epithel angeordneten Genitalzellen liefern (Fig. 388). Anfangs liegen zwischen den Genitalzellen noch die oben erwähnten kleinen Zellen mit spindelförmigem Kern, später

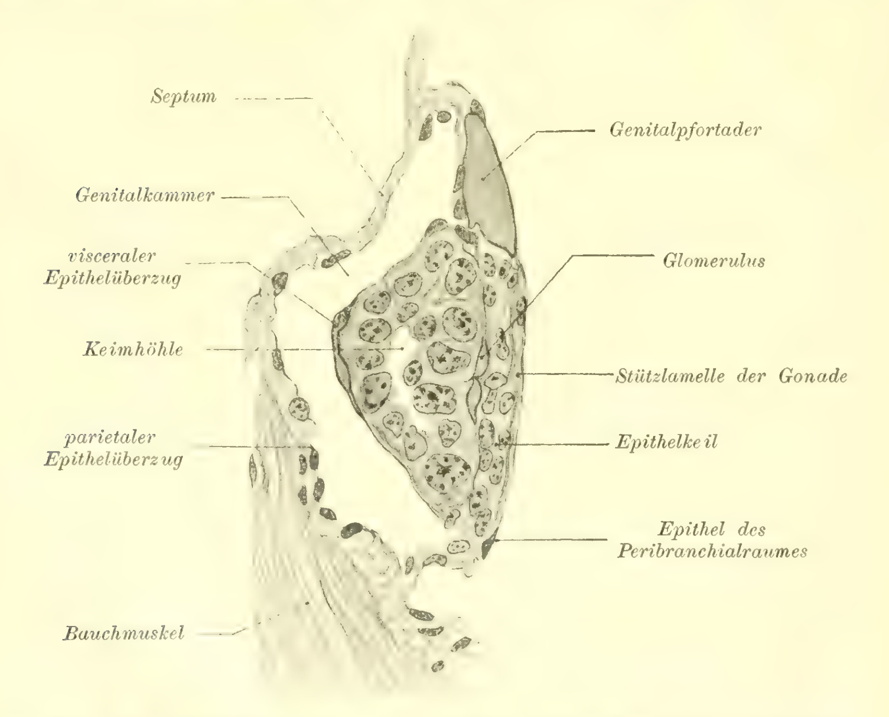


Fig. 388. Querschnitt durch eine mittlere Hodenanlage eines Amphioxus, Neapler Exemplar von 14 mm Länge. Vergr. 1320 : 1, nach Zarnik (1904). — Zwischen der Gonade und ihrer Stützlamelle wächst ein Epithelkeil empor.

verschwinden sie. Wir hatten oben festgestellt, daß die Gonade mit ihrer medialen Wand der Stützlamelle der Ursegmente anliegt (Fig. 386 c). Da auf der medialen Seite dieser Stützlamelle der Peribranchialraum dorsalwärts emporwächst, kommt die Gonade an die Außenwand desselben zu liegen; zwischen dem Epithel der Gonade und dem des Peribranchialraumes liegt nur eine dünne Schicht Stützsubstanz, die Gonadenstützlamelle. Im oberen Abschnitt der Gonadenstützlamelle liegt der Nabel mit dem Genitalpfortadergefäß, in ihren unteren Abschnitt dringt von dem ventralen Rande her, wo visceraler und parietaler Epithelüberzug der Gonade zusammentreffen, ein Epithelkeil zwischen Gonadenepithel und Stützlamelle dorsalwärts bis zum Nabel vor (Fig. 388); die Zellen dieses Epithelkeiles entwickeln in ihrem

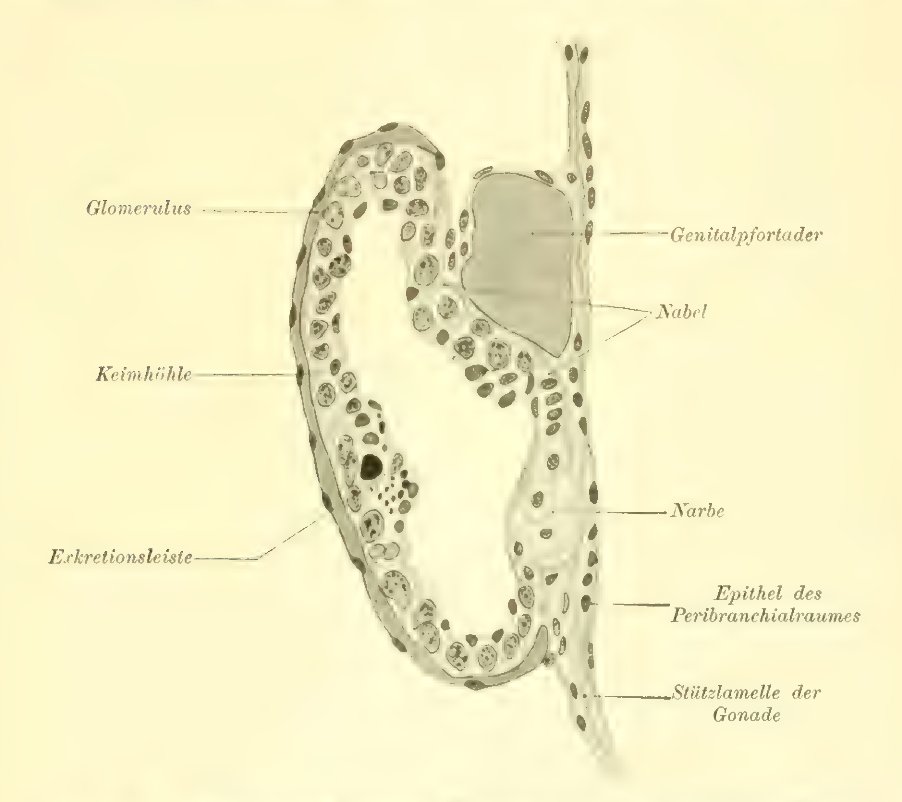


Fig. 389. Querschnitt eines mittleren Hodensäckchens von Amphioxus, Neapler Exemplar von 32 mm Länge. Vergr. 855 : 1, nach Zarnik (1904). — Der Epithelkeil hat sich größtenteils zur Narbe umgewandelt.

Protoplasma kollagene Bindegewebsfasern und wandeln sich damit zu Bindegewebszellen um; entsprechend der Mitte des ehemaligen Epithelkeiles dringen die Bindegewebsfasern zwischen den Genitalzellen der medialen Gonadenwand ein und drängen sie auseinander; Zarnik hält es für möglich, daß dabei Genitalzellen selbst sich in Bindegewebszellen umwandeln, wenigstens haben am Schlusse dieses Prozesses die Gonadenwände eine bindegewebige Membran gebildet, in welche von allen Seiten her die Genitalzellen allmählich übergehen (Fig. 389). Die

Masse des umgewandelten Epithelkeiles und des umgewandelten Abschnittes der medialen Gonadenwand bilden die sogen. Narbe (Neidert und Leiber 1903) (Fig. 389). Mit der Ausbildung der Narbe ist die männliche Gonade in ihrer Hauptsache fertig gebildet: sie besteht jetzt aus einem epithelialen Bläschen mit — bis auf die Stelle der Narbe — gleichmäßig ausgebildetem Epithel. Auf seiner Außenseite wird das Bläschen bis zur Narbe vom visceralen Blatt des n—1ten Segmentes überzogen, an seiner medialen Seite liegt es im Bereiche des Narbenabschnittes dem sich an dieser Stelle verdünnenden Epithel des Peribranchialraumes unmittelbar an (Fig. 389).

Am lateralen Umfang des Gonadensäckchens zwischen seinem visceralen Epithelüberzug und der Epithelschicht der Genitalzellen treten überall wandungslose Lakunen auf, welche unter sich zu einem Lakunennetz zusammenfließen und schließlich mit der Genitalpfortader in Verbindung treten; ein ähnliches Lakunensystem tritt auch an der medialen Wand der Gonade um die Narbe herum auf, so daß schließlich das Gonadensäckchen von einem korbartigen Blutnetz umgeben wird.

Endlich ist noch einer wichtigen Bildung zu gedenken, auf die wir bereits im allgemeinen Kapitel bei der Ableitung der Vorniere

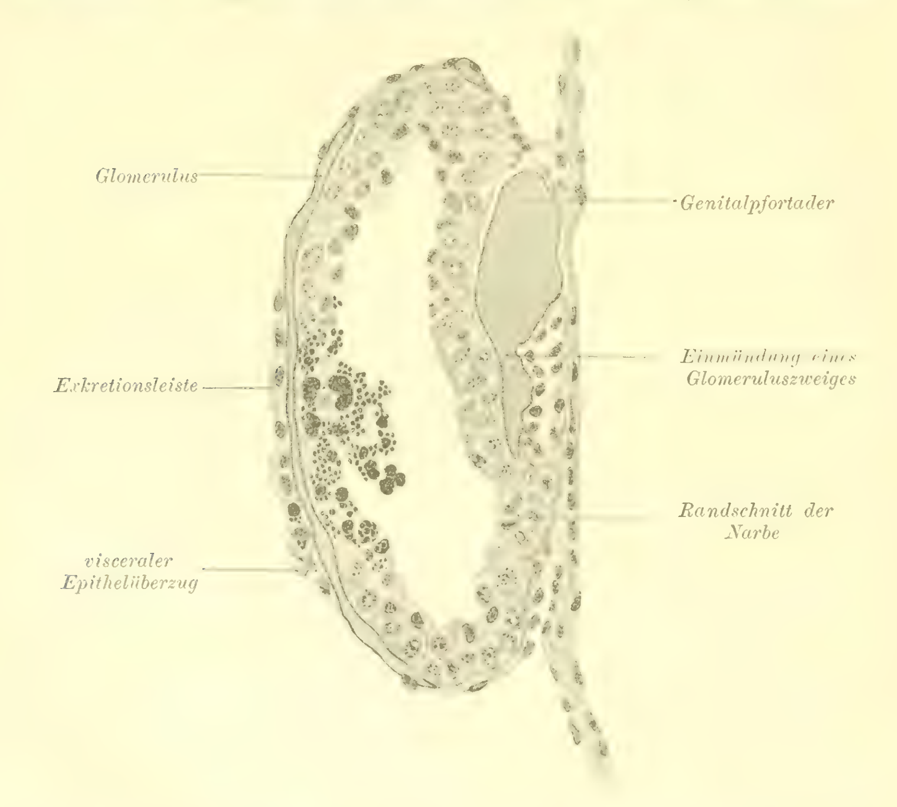


Fig. 390. Querschnitt einer mittleren rechten Hodengonade des Amphioxus, Neapler Exemplar von 32 mm Länge. Vergr. 855:1, nach Zarnik (1904). — Die im Original gelben Exkretionskörnchen sind in der Figur schwarz wiedergegeben. Man sieht eine große Strecke der lateralen Gonadenwand mit Exkretionskörnchen erfüllt, ebenso einige wenige Zellen des visceralen Epithelüberzuges.

(p. 387) hingewiesen haben. Der Narbe gegenüber, tritt an der lateralen Wand der Gonade eine Epithelverdickung auf (Fig. 390), die Exkretionsleiste (ZARNIK 1904), alle Zellen dieser Verdickung zeigen in ihrem Protoplasma hellgelbe Körnchen; ähnliche Einschlüsse finden sich auch in dem visceralen Epithelüberzug der Gonade (Fig 390). Die Zellen zerfallen später (Fig. 390), kommen in die Gonadenhöhle zu liegen und werden wahrscheinlich bei Entleerung des Samens mit in den Peribranchialraum ausgestoßen. Mit Hilfe der Murexidprobe konnte ZARNIK feststellen, daß diese hellgelben Körnchen aus harnsauren Verbindungen bestehen, also Exkrete darstellen; damit ist die Nierenfunktion der lateralen Gonadenwand erwiesen, und ZARNIK hat recht, wenn er von einer Exkretionsleiste spricht.

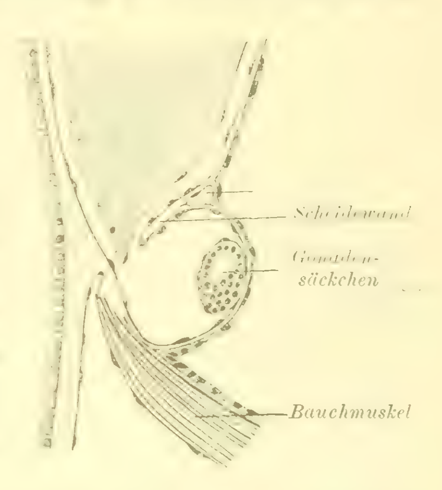


Fig. 391, aus BOVERI (1892 b). Teil eines Querschnittes durch eine rechte Gonade. Von dem skeletogenen Blatt wächst eine Falte schräg lateral- und ventralwärts. Die Falte grenzt den Teil der Höhle (Genitalkammer) des n—1ten Ursegmentes, in welchem die Gonade liegt, von der übrigen Ursegmenthöhle (Muskelkammer) ab.

Während der Umwandlung der indifferenten Gonade zum Hoden tritt ein Vorgang ein, der in gleicher Art auch bei der Umwandlung zum Ovarium zu beobachten ist, das ist die Abkammerung des ventralen Abschnittes des n—1ten Segmentes von dem übrigen Hohlraum desselben. Eine Falte (Fig. 391) wächst von der medialen Fläche des Ursegmentes schräg ventralwärts gegen dessen laterale Wand vor, erreicht dieselbe und verschmilzt mit ihr längs einer Linie, welche

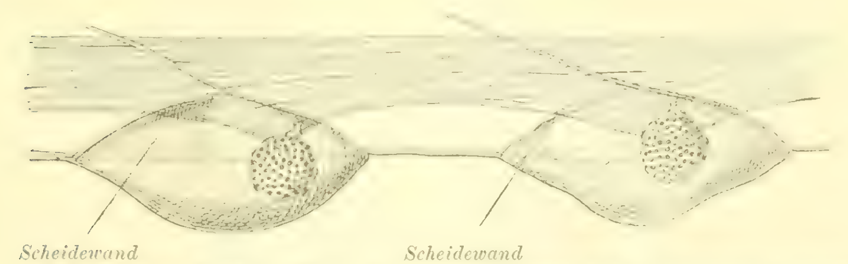


Fig. 392, aus BOVERI (1892 b). Flächenansicht zweier sich abgrenzender Genitalkammern. Bei b ist erst ein geringer Teil des Septums an der vorderen Wand der Genitalkammer, bei a ist das Septum bereits zur Hälfte gebildet.

ungefähr dem Rande des Bauchmuskels entspricht (BOVERI 1892). Die Ausbildung dieser Scheidewand erfolgt von vorn nach hinten, wie das Fig. 392 in zwei verschiedenen Stadien zeigt, und ist erst bei Tieren von 16 mm Länge vollendet (BOVERI 1892). Durch diese Scheidewand wird der bisher einheitliche Raum des n—1ten Segmentes in zwei Räume geteilt, der größere dorsale bildet die Muskelkammer, der kleinere ventrale die Genitalkammer (Fig. 394);

in der Genitalkammer, und zwar in ihrem kaudalen Abschnitt, liegt die sich entwickelnde Gonade (Fig. 392).

Die männliche Gonade macht von der vollendeten Anlage bis zum geschlechtsreifen Zustande nur geringe Veränderungen durch. Zunächst wächst sie, und zwar hauptsächlich in dorsaler Richtung, so daß der Nabel, welcher anfangs in der Höhe des dorsalen Umfanges der Gonade lag, später entsprechend ihrer Mitte zu liegen kommt. Im Innern der Gonaden wandeln sich die Genitalzellen zu Spermatogonien und Spermatocyten um, und zwar überall mit Ausnahme der Stelle der sich noch vergrößernden Narbe; das bis dahin einfache Epithel (Fig. 389 und Fig. 390) wird vielschichtig (Fig. 393); schon die Spermatocyten können aus dem Epithelverband austreten, die Spermatiden sind stets frei und füllen den Hohlraum der Gonadenhöhle fast vollständig aus (Fig. 394).

Dem dorsalen Wachstum der Gonade folgt ein Längenwachstum, infolge desselben kommt es zu einer vollständigen Ausfüllung der Genitalkammer durch die Gonade und damit zu einer Anpassung der Gonadenform an die dreiseitige prismatische Gestalt der letzteren. Schließlich stülpt sich die mediale Wand der Gonade in den Peribranchialraum vor, wobei die Narbe außerordentlich gedehnt und verdünnt wird, während gleichzeitig das peribranchiale Epithel sein Pigment verliert.

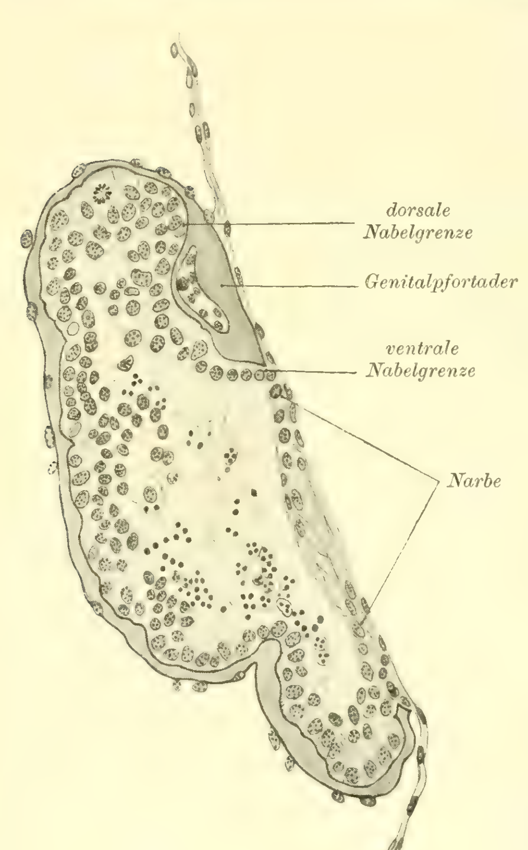


Fig. 393. Querschnitt einer rechten mittleren männlichen Gonade des Amphioxus, Bretagneser Exemplar von 28 mm Länge. Vergr. 575 : 1, nach Zarnik (1904). — Der Nabel hat sich verlängert und liegt jetzt auch dorsal zur Genitalpfortader; die Narbe hat sich gestreckt und dadurch verdünnt.

Die Eröffnung der Gonade in den Peribranchialraum erfolgt wahrscheinlich in der Mitte der Narbe.

Entwickelung des Eierstockes.

Auch die Entwickelung des Eierstockes schildere ich in der Hauptsache nach der Arbeit Zarnik's (1904). Die Entwickelung der indifferenten zur weiblichen Gonade verläuft um ein gut Teil kompli-

zierter als beim Männchen. Im Gegensatz zur männlichen findet sich in der weiblichen Gonade zwischen den Genitalzellen eine viel größere Zahl von indifferenten Zellen eingestreut (Fig. 394), sie unterscheiden sich von den ersteren durch den kleinen, dunkel sich färbenden Kern,

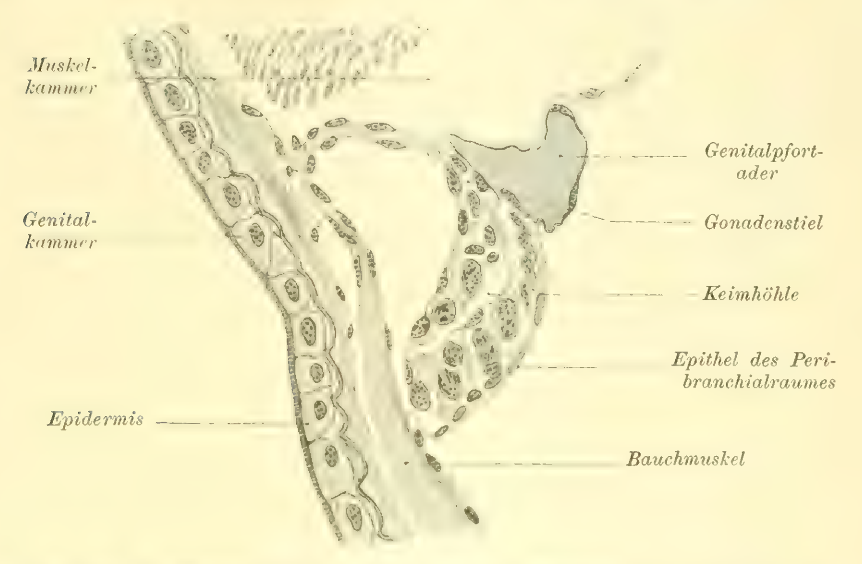


Fig. 394. Querschnitt einer rechten mittleren weiblichen Gonade des Amphioxus, Neapler Exemplar von 10 mm Länge. Vergr. 1320 : 1, nach ZARNIK (1904)

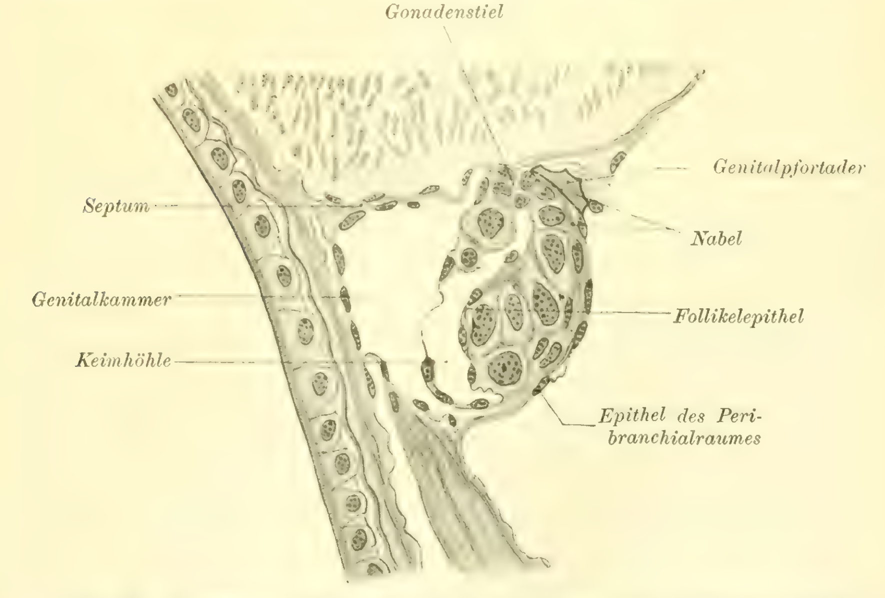


Fig. 395. Querschnitt einer rechten weiblichen Gonade des Amphioxus, Neapler Exemplar von 10 mm Länge. Vergr. 1350 : 1, nach ZARNIK (1904). — Die laterale Seite der Gonade hat sich vollständig abgeplattet, die Genitalzellen sind aus ihr verschwunden. Die indifferenten Zellen sind gegen die Lichtung der Gonade gewandert und bilden hier eine kontinuierliche Schicht abgeplatteter Zellen.

durch die geringe Menge von Protoplasma und durch ganz undeutliche Zellgrenzen. Ursprünglich sind die indifferenten Zellen zwischen den Genitalzellen eingestreut (Fig. 394), mit fortschreitender Entwickelung rücken sie mehr nach innen, verbinden sich miteinander und stellen schließlich eine innere kontinuierliche Auskleidung der Gonadenwand aus abgeplatteten Zellen her; am Ende dieses Wanderungsprozesses ist also die Gonadenwand von einem zweischichtigen Epithel ausgekleidet, einer inneren Lage von platten Zellen — indifferenten Zellen — und einer äußeren Lage von kubischen Zellen — Genitalzellen (Fig. 395). Mit diesem Prozeß vollzieht sich gleichzeitig ein zweiter, dessen Resultat eine vollständige Abplattung der lateralen Gonadenwand ist. Bei dem Wachstum der Gonade bleibt nämlich die laterale Wand zurück,

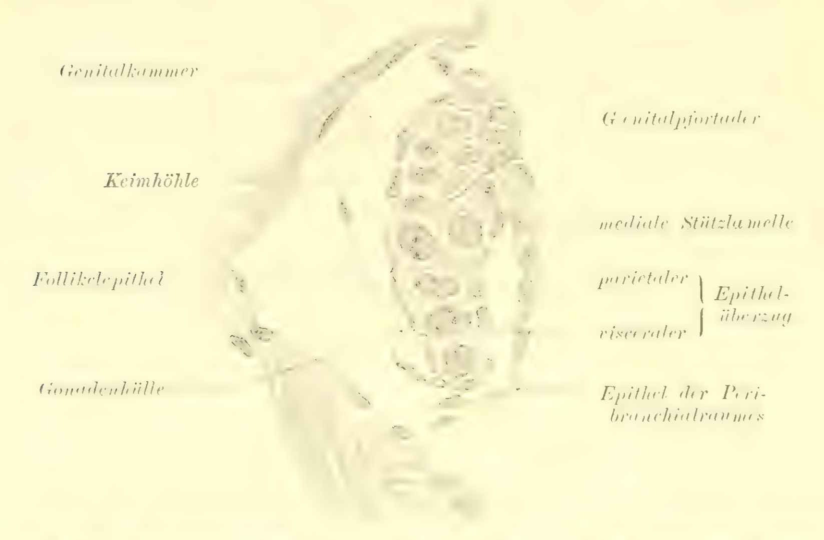


Fig. 396. Querschnitt einer rechten mittleren Gonade des Amphioxus, Neapler Exemplar von 16 mm Länge. Vergr. 1320 : 1, nach Zarnik (1904). — Zwischen Gonade und medialer Stützlamelle ist eine von Anfang an hohle Falte emporgewachsen und hat den medialen Rand der Gonade zum größten Teile abgehoben.

die Genitalzellen derselben platten sich ab und schließlich besteht die ganze laterale Wand nur noch aus abgeplatteten indifferenten Zellen, während die Genitalzellen völlig aus ihr geschwunden sind (Fig. 395), trotz der Abplattung kann man aber an günstigeren Schnitten, als der der Fig. 395, die Zusammensetzung der lateralen Wand aus zwei Schichten nachweisen, aus dem außen liegenden visceralen Epithelüberzug der Gonade und der Schicht der indifferenten Zellen.

Weiterhin beginnt, wie beim Männchen, die sogen. Narbenbildung. Während aber dort ein solider Epithelkeil zwischen medialer Gonadenwand und Stützlamelle emporwuchs, bildet sich hier eine von Anfang an offene Falte aus, welche die ventralen Dreiviertel der medialen Gonadenwand von der Stützlamelle abhebt und nur noch je unterhalb des Nabels einen kleinen soliden Epithelkeil emportreibt (Fig. 396). Aus diesem Epithelkeil bildet sich die Narbe genau so wie beim Männchen, durch Umwandlung der Epithelzellen in Bindegewebszellen.

Infolge dieses besonderen Prozesses wird die weibliche Gonade auch an ihrer medialen Seite fast vollständig frei und erhält gleich wie die laterale Seite einen visceralen Epithelüberzug (Fig. 396).

Die frei gewordene Gonade wird dann von der medialen Seite her eingestülpt und formt bei Tieren von 15—17 mm Länge eine sogen. Cupula (NEIDERT und LEIBER 1903), welche wohl am besten mit einem sekundären Augenbecher verglichen werden kann (Fig. 397). Das Pigmentblatt des Augenbechers würde der dünnen lateralen Wand, das Retinalblatt der verdickten medialen Wand der Gonade entsprechen. Die Oeffnung der Cupula sieht medialwärts gegen die Narbe und wird von ihr wie von einem Deckel geschlossen. Durch die Einfaltung der Gonade werden ihre ursprünglichen topographischen Verhältnisse stark verändert; die ursprüngliche laterale Gonadenwand, bestehend aus dem visceralen Epithelüberzug der Gonade und der Schicht der indifferenten Zellen, wird mehr und mehr zur Hülle der Gonade, ich bezeichne sie

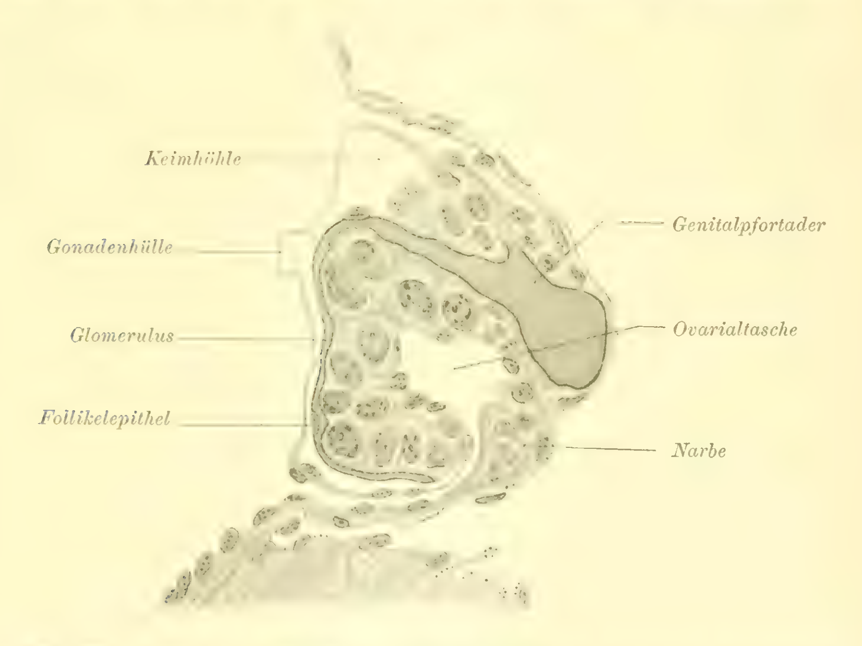


Fig. 397. Querschnitt einer rechten mittleren weiblichen Gonade des Amphioxus, Neapler Exemplar von 18 mm Länge. Vergr. 1320:1, nach ZARNIK (1904). — Die Gonade ist an ihrer medialen Seite gegenüber der Narbe eingestülpt worden und bildet nunmehr die Ovarialtasche, welche von der Narbe wie von einem Deckel verschlossen wird. Die laterale Wand der Gonade wird zur Gonadenhülle.

fortan als die Gonadenhülle; die Gonadenlichtung schwindet mehr und mehr, bis sie bei Entwickelung der Eier auf einen minimalen Spaltraum reduziert wird; infolgedessen imponiert die Copulahöhle als Keimhöhle, hat aber selbstverständlich nichts mit ihr zu thun, wir wollen sie als Ovarialtasche bezeichnen (Fig. 397). Die Ovarialtasche wird von einem dreischichtigen Epithel ausgekleidet zunächst vom Epithel des visceralen Epithelüberzuges, dann von der gewucherten Schicht der Genitalzellen und schließlich von der Schicht der abgeplatteten indifferenten Zellen (Fig. 397); aus den letzteren geht das

Follikelepithel hervor. Die Ovarialtasche, die nichts anderes ist als ein Teil der Höhle des n—1ten Segmentes, bleibt stets mit derselben in Verbindung, der Eingang in dieselbe verkleinert sich aber mehr und mehr, so daß die Höhle bei ungünstiger Schnittrichtung fälschlicherweise als vollkommen abgeschlossen erscheint.

Auch die Gefäßentwickelung der weiblichen Gonade zeigt gegenüber der der männlichen Besonderheiten. Genau wie beim Männchen



Fig. 398. Centraler Schnitt durch eine weibliche Gonade des Amphioxus welche ihre Eier entleert hat und sich in Regeneration befindet. Vergr. 200 : 1, nach Zarnik (1904). — Die sich entwickelnden Eier stülpen das Follikelepithel bruchsackartig vor sich her. Zwischen Ei und Follikelepithel liegen überall die Glomerulusschlingen.

bildet sich ein lakunöses Netz aus, dasselbe liegt aber nicht zwischen lateraler Gonadenwand und dem visceralen Blatt des Ursegmentepithels, sondern innerhalb der medialen Wand zwischen der Genitalzellenschicht und der Schicht der indifferenten Zellen (Fig. 397); das Lakunennetz steht ferner nicht direkt mit der Genitalpfortader in Verbindung, sondern zwischen beiden sind mehrere Zwischenäste eingeschaltet.

Vergrößert sich später die Gonade, so geschieht die Vergrößerung wie beim Männchen, so daß der ursprünglich dorsal gelagerte Nabel in die Mitte der Gonade zu liegen kommt (Fig. 395, 396, 397, 398).

Gleichzeitig mit dem Gesamtwachstum der Gonade nimmt auch die Oeffnung der Cupula zu, lag sie anfangs ventral vom Nabel, so wächst sie jetzt ringförmig um denselben herum, indem sie zwei Falten bildet (hufeisenförmiges Stadium von Langerhans, 1876), welche dorsal vom Nabel zusammentreffen und sich ineinander öffnen. Dadurch wird die Ovarialtasche ringförmig, in ihrer Mitte liegt der Nabel. Entsprechend dem Teil der Cupulaöffnung, welcher nunmehr dorsal vom Nabel liegt, bildet sich in der medialen Wand der Genitalkammer eine zweite Narbe aus, welche wegen ihrer Lage als dorsale Narbe im Gegensatz zur ventralen bezeichnet wird (Fig. 398). Die Thatsache, daß das Weibchen zwei, das Männchen eine Narbe bildet, kann makroskopisch zur Unterscheidung der Geschlechter benutzt werden, da auch gegenüber den Narben des Weibchens das Epithel des Peribranchialraumes pigmentlos wird und die Narben deswegen als weißliche Flecke in einer braunen Umgebung erscheinen.

Ein Teil der Genitalzellen wird schon frühzeitig zu Oocyten, während ein anderer Teil zunächst unverändert bleibt und das Keimmaterial für spätere Reifeperioden darstellt, dabei tritt eine ganz bestimmte Lagerung ein, die differenzierten Genitalzellen liegen gegen die Keimhöhle, die nicht differenzierten gegen die Ovarialtasche zu. Die sich gegen die Keimhöhle vorwölbenden wachsenden Eier stülpen das Follikelepithel vor sich her und erhalten auf diese Weise ihren Follikelepithelüberzug. Die Bluträume, welche zwischen Follikelepithel und den Genitalzellen resp. Eiern liegen, werden durch das Wachstum der Eier zusammengedrückt und verschwinden. So erklärt es sich wahrscheinlich, daß beim Zerreißen des Follikelepithels durch die austretenden Eier keine Blutung erfolgt. Das weitere Wachstum der weiblichen Gonade ist dasselbe wie beim Männchen: Ausfüllung der Genitalkammer und Vorwölbung in den Peribranchialraum.

Zwitterbildungen.

Zwitterbildungen wurden von Langerhans (1876) bei einem weiblichen Amphioxus beobachtet. Er fand in sämtlichen Gonaden einer 22 mm langen Larve neben vielen größeren Eiern, welche aber noch kein Körnchen Dotter enthielten, in der inneren Schicht des Säckchens kleine Zellen mit deutlichen starren Spermatozoenschwänzen. Das umgekehrte Verhalten, Eier in Hodensäckchen, wurde bisher nicht beobachtet.

Geschlechtsreife.

Die Geschlechtsreife tritt bei beiden Geschlechtern zu ganz verschiedenen Zeiten ein. Die jüngsten Tiere mit reifen Spermatozoen maßen 20—21 mm Gesamtlänge (Langerhans 1876, Schneider 1879), dagegen trafen Neidert und Leiber (1903) das Ovarium im reifen Zustand frühestens bei 32 mm, gewöhnlich aber erst bei über 40 mm langen Exemplaren.

3. Geschlechtsdrüse der Myxinoiden.

Die erste Anlage der Geschlechtsdrüse der Myxinoiden ist unbekannt. Wir dürfen vermuten, daß sie wie bei anderen Vertebraten eine paarige ist und daß bei den meisten (Schreiner 1904) Exem-

plaren frühzeitig die linke Anlage zurückgebildet wird. In einem Schnitt durch die kaudale Hälfte einer sehr jungen Myxine glutinosa, welchen Maas (1897) abbildet, ist eine Genitalanlage nur noch auf der rechten Seite des Tieres entwickelt (Fig. 399). Sie stellt eine dünne, an ihrem freien Ende keulenförmig angeschwollene Falte dar, welche dem visceralen Peritoneum an dem dorsalen Umfang des Darmes aufsitzt, und welche keine scharfe Grenze zwischen specieller Keimdrüsenanlage und Aufhängeband zeigt; in der gleichen Lage kann sich auch die ausgebildete Keimdrüse befinden; doch kann die Ansatz-



Fig. 399. Stück eines Querschnittes durch die hintere Körperhälfte einer sehr ungen Myxine. Nach Maas (1894). Vergr. ca. 55fach. Nur die rechte Genitalalte ist entwickelt und sitzt dem Splanchnopleuraüberzug des Darmes auf.

stelle des Aufhängebandes auch auf das Mesenterium hinaufrücken (Schreiner 1904). Die Falte ist von einem niedrigen Epithel überkleidet, in welchem nach Cunningham (1887) die Bildung der Genitalzelle in der gleichen Weise wie bei den übrigen Vertebraten erfolgen soll: die Genitalzellen wandern aus dem Keimepithel aus und gelangen in das unterliegende Stroma.

Die Differenzierung des Geschlechtes setzt auffallend spät ein und ist Gegenstand eines noch nicht abgeklärten Streites. Cunningham (1887) und Nansen (1887) fanden unter ihren gefangenen Exemplaren von Myxine Männchen, Hermaphroditen und Weibchen. Die Männchen waren außerordentlich selten, unter 100 Exemplaren fanden sich nur 8 sicher als Männchen zu bezeichnende (Cunningham 1883), die Genitaldrüse war in ihren einzelnen Abschnitten ungleich entwickelt und enthielt nicht immer Spermatozoen. Die Hermaphroditen zeigten meistens jugendliche Charaktere. Sie besaßen in den schwach entwickelten vorderen zwei Dritteln oder in der vorderen Hälfte der Genitalfalte nur kleine, unreife Eier, in dem häufig stark entwickelten hinteren Drittel oder der hinteren Hälfte Epithelzellenkugeln, deren Elemente teils in Spermatogenese waren, teils, wenn auch sehr selten,

reife Spermatozoen (CUNNINGHAM [1887] fand sie nur in einem Fall) enthielten. Die echten Weibchen waren weiter entwickelt, sie enthielten in dem vorderen Abschnitt der Genitalfalte große Eier, im hinteren weder Eier, noch Spermatozoen. NANSEN (1887) schließt deshalb, daß bis zu einem Stadium von 32—33 cm Länge alle Exemplare Heraphroditen mit vorwiegend männlichen Charakter sind (protandrischer Hermaphroditismus), ist dieses Stadium überschritten, kommt es zur Eibildung und es entstehen echte Weibchen. Die echten Männchen sind rückgebildete Hermaphroditen, das erklärt ihre geringe Zahl. Ganz anders liegen aber die Ergebnisse bei Bdellostoma, und bei der nahen Verwandtschaft zwischen Myxine und Bdellostoma müssen wir auf sie Gewicht legen. AYERS (1893) hat stets mehr Männchen als Weibchen gefangen, selbst im Verhältnis von 2 : 1, nur bei größeren Exemplaren (über 50 cm Länge) überwogen die Weibchen und standen im Verhältnis von 14 : 1 zu den Männchen; dieser scheinbare Widerspruch erklärt sich ohne weiteres dadurch, daß die Weibchen stets eine größere Körperlänge als die Männchen erreichen. DEAN (1899) findet unter Exemplaren von 30—50 cm Länge Weibchen und Männchen gleich zahlreich und stellt fest, daß auch echte Weibchen von 30 cm Länge vorkommen. Weiter findet AYERS (1893), daß in allerdings seltenen Fällen in dem gleichen Tiere nahezu reife Eier neben fertigen Spermatozoen vorkommen, er ist deshalb in diesem Falle geneigt, einen dauernden Hermaphroditismus anzunehmen, nicht einen, der mit dem zunehmenden Alter in den getrennt-geschlechtlichen Zustand übergeht. Endlich bestreitet noch DEAN (1899) die hermaphroditische Natur der jungen Myxine aus dem Grunde, weil es keine seltene Erscheinung auch bei anderen Vertebraten (Bdellostoma, Petromyzonten und Amphibien) sei, daß unreife Eier im Hoden vorkommen.

Ganz anders sind die an einem reichen Material neuerdings von SCHREINER (1904) gewonnenen Resultate, welche COLE (1905) bestätigt. SCHREINER findet, daß alle jugendlichen Exemplare von Myxine Hermaphroditen sind, der vordere, gewöhnlich größere Teil der Genitalfalte zeigt weibliche, der hintere männliche Charaktere. In älteren Tieren dominiert aber das eine Geschlecht, so daß sich entweder ein hinterer reifer Hoden und ein vorderer rudimentärer Eierstock, oder umgekehrt ein vorderer reifer Eierstock und ein hinterer rudimentärer Hoden vorfinden. Dabei ist es denkbar, daß in ein und demselben Tiere aus der hermaphroditischen Anlage zunächst aus dem hinteren Abschnitt das männliche Organ entwickelt wird und in Funktion tritt, daß dieses dann nach Verlauf einiger Zeit abblüht und daß während seiner Rückbildung der vordere Abschnitt sich zum Eierstock entfaltet: SCHREINER (1904) stellt eine Reihe von 5 Tieren zusammen, welche diesen Wechsel des Geschlechtes wenigstens als möglich annehmen lassen.

Die Thatsachen von CUNNINGHAM und NANSEN lassen sich für die theoretischen Schlüsse SCHREINER's gut verwerten.

Entwickelung des Eierstockes.

Die Umwandlung der indifferenten Geschlechtsdrüse in das Ovarium schildere ich nach den Angaben CUNNINGHAM's (1887). Die in das Stroma der Genitalfalte eingewanderten Genitalzellen umgeben sich mit einem Follikelepithel, welches wahrscheinlich gleichfalls aus dem Cölomepithel der Genitalfalte stammt, und mit einer vom Stroma ge-

lieferten Theca. Die durch die Entwickelung von Dotter vergrößerten Eier nähern sich der Basis der Genitalfalte, so daß man dicht am Darm die ältesten, in den freien Enden der Genitalfalte die jüngsten Stadien antrifft. Die jungen und mittelgroßen Eier bis zu 0,6 mm Durchmesser sind rund (W. Müller 1875), erst die älteren nehmen mit dem auftretenden Dotter die oblonge Form an (Doflein 1899). Im jugendlichen Ei liegt der Kern central, im oblongen Ei wandert der Kern auf den einen Pol zu (Doflein 1899), der sich dann durch einen weißlichen Fleck als Keimpol markiert; am entgegengesetzten Pol kommt zwar auch ein weißlicher Fleck, aber nur ganz schwach angedeutet vor (W. Müller 1875). Die Zahl der zur Entwickelung gelangenden Eier einer Reifeperiode ist gering, in der erwachsenen Myxine finden sich gewöhnlich nur 19—25 ausgebildete Eier (Cunningham 1887), das Minimum der Zahl wird von Nansen (1887) mit 10 angegeben; für Bdellostoma giebt Putnam (1873) die Zahl 15—20 an. An allen reifenden Eiern bildet sich vor Auftreten des Hakenapparates am Keimpol eine Mikropyle aus. Die Mikropyle entwickelt sich nach Cunningham (1887) dadurch, daß das Follikelepithel einen soliden Zapfen durch die Dottermembran gegen das Ei vortreibt; der Zapfen endet unter der Dottermembran mit einer leichten Anschwellung. Mit der zunehmenden Größe des Eies verdickt sich auch die Dottermembran, und der Zapfen des Follikelepithels kommt in einen feinen Kanal zu liegen; schwindet später der Zapfen, so wird dieser Kanal geöffnet und damit zur Mikropyle umgewandelt. Die Eianhänge, die bekannten langen ankerförmigen Gebilde, werden in dem nahezu reifen Ei von ca. 20 mm Durchmesser an beiden Polen des Eies durch die Dottermembran gebildet. Sie stellen solide Verdickungen derselben dar, welche nach und nach in die Länge wachsen, das Follikelepithel ausstülpen und dann durchbrechen. Die Eianhänge des Keimpoles sind denen des Gegenpoles in der Entwickelung etwas voraus.

Die Geschlechtsreife tritt gewöhnlich bei weiblichen Tieren von 30—32 cm Länge ein; Schreiner (1904) fand schon bei 26—27 cm langen Exemplaren Corpora lutea.

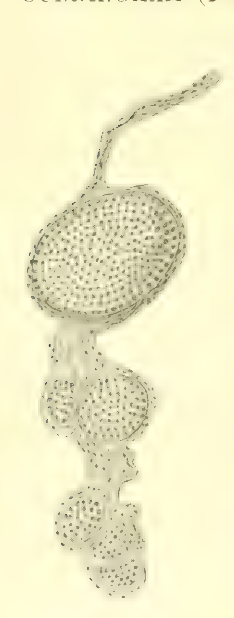


Fig. 400. Genitalfalte mit Hodenfollikel einer Myxine, nach Cunningham (1887).

Entwickelung des Hodens.

Bei der Umwandlung der indifferenten Genitaldrüse zum Hoden entsteht in der Genitalfalte in unbekannter Weise eine Reihe von kugeligen Zellhaufen, die sogen. Hodenfollikel (Fig. 400). Sie sind von verschiedener Größe, die kleinsten liegen nahe dem freien Rand, die größten nahe der Basis des Mesorchiums, sie sind vollständig von Zellen erfüllt, welche polygonale Formen aufweisen, und werden von einer bindegewebigen gefäßführenden Hülle umschlossen. In den Zellen eines jeden Hodenfollikels werden die Samenfäden entwickelt.

Der Eintritt der Geschlechtsreife ist großen Schwankungen unter-

worfen. SCHREINER (1904) fand einerseits Männchen von 25 cm Länge mit fast fertigen Spermatozoen, anderseits sichere Männchen von 29 bis 30 cm Länge, deren Hoden noch nicht reif war.

4. Geschlechtsdrüsen der Teleostier.

Die Genitalorgane der einzelnen Teleostier zeigen große Verschiedenheiten; wir haben bei ihnen einmal Genitaldrüse und Ausführungswege voneinander getrennt, wir haben andererseits — das ist das Häufigere — beide miteinander zu einem Ganzen vereinigt. Im ersten Fall — er kommt nur bei weiblichen Exemplaren weniger Salmoniden vor — besitzt der Eierstock die Form eines einfachen Bandes, die Eier fallen in die Bauchhöhle und werden durch Pori abdominales, welche in diesem Falle als Pori genitales funktionieren, nach außen geführt. Im zweiten Falle sind verschiedene Zustände ausgebildet:

A. Die Genitaldrüse bewahrt in ihrem vorderen Abschnitt die Bandform, ihr hinterer Abschnitt entwickelt nicht mehr Drüsensubstanz, sondern durch Ausbildung einer Rinne und Umwandlung derselben zum Kanal einen Ausführungsgang; die Genitalprodukte fallen wieder in die Leibeshöhle, gelangen aus derselben in den Ausführungsgang und durch diesen nach außen (weibliche Genitalorgane einiger Salmoniden).

B. Eine Furche entwickelt sich in ganzer Länge des Bandes und schließt sich zum Rohr (entoovarialer Eileiter); die Wand desselben wird im vorderen Abschnitt zu Ovarialgewebe umgebildet, im hinteren Abschnitt bleibt sie einfach und bildet den Eileiter (die meisten weiblichen Teleostier).

C. Das Genitalband schlägt sich lateralwärts um, verwächst an seinem freien Rande mit dem Cölomepithel der dorsalen Leibeswand und bildet so abermals ein Rohr, den parovarialen Eileiter, dieser setzt sich gleichfalls in den Ausführungsgang fort (einige weibliche Teleostier).

D. Im vorderen Abschnitt des Bandes entwickeln sich einzelne Drüsensäckchen, welche sich voneinander unabhängig mit einem an der medialen Oberfläche des Bandes, und zwar in dessen ganzer Ausdehnung, entstehenden Ausführungsgang vereinigen (die meisten männlichen Teleostier).

Anlage der indifferenten Geschlechtsdrüse.

Ich halte mich in der nachfolgenden Schilderung zunächst an die Salmoniden und werde am Schlusse jedes einzelnen Abschnittes das über andere Teleostier Bekannte zusammenstellen. Die erste Anlage der Geschlechtsdrüse beginnt mit dem Auftreten der Genitalzellen im Bereiche des Cölomepithels an der für die spätere Drüse charakteristischen Stelle zwischen primärem Harnleiter und Wurzel des Mesenteriums. Die Genitalzelle der Teleostier unterscheidet sich von den übrigen somatischen Zellen durch ihre auffallende Größe, sowohl des Kernes wie des Zellleibes; die durchschnittliche Größe betrug: Länge 17,26 μ, Breite 14,84 μ (BÖHI 1904); auch der kranio-kaudale Durchmesser muß zwischen 10—20 μ betragen, was Messungen an Längsschnitten und Rekonstruktionen ergaben. Ihr Zellprotoplasma ist fast homogen, nur in der Umgebung des Kernes ist es fein granu-

liert; der Kern selbst ist von einem weitmaschigen Chromatinnetz durchzogen und enthält in späteren Stadien (Lachsembryonen von 45—50 Tagen) mehrere Kernkörperchen. Die Färbbarkeit des Kernes ist eine scheinbar verminderte, weil infolge seiner Größe die Chromatinfäden weiter auseinanderliegen und deswegen im gefärbten Kern

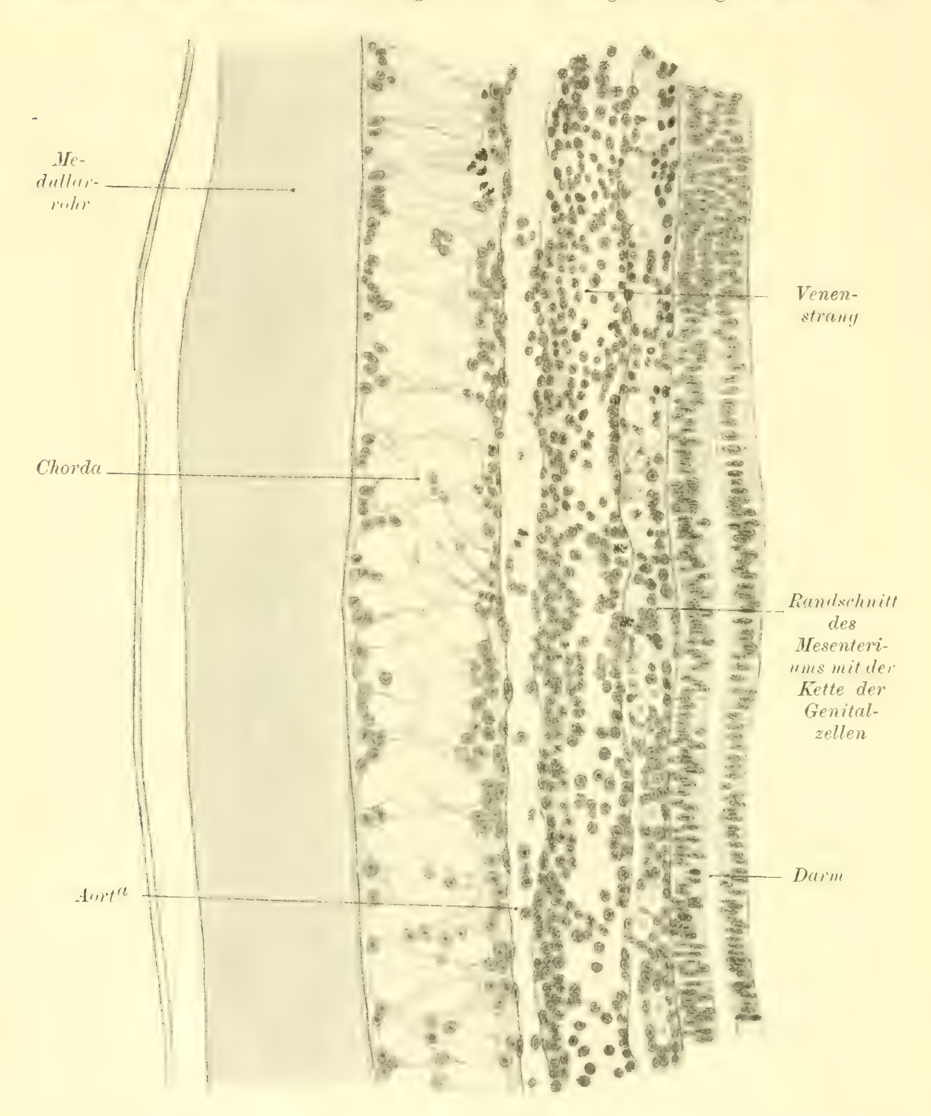


Fig. 401. Teil eines Längsschnittes durch einen Lachsembryo von 36 Tagen. Der Schnitt ist so geführt, daß er gerade das Mesenterium dorsale tangiert und so die Kette der Genitalzellen der Länge nach trifft. Die Genitalzellen liegen in ziemlich dichter Folge, bald einzeln, bald in Gruppen. Vergr. 200 : 1.

blasser als die Kerne der Umgebung mit dichterem Chromatin erscheinen; aus dem gleichen Grunde erscheint auch das gefärbte Protoplasma heller. Die ersten Genitalzellen treten in der Genital-

region als eine fast kontinuierliche, parallel der Längsrichtung des Embryos verlaufende Kette auf, die einzelnen Glieder sind nur durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt (Fig. 401); größere Intervalle zwischen den Genitalzellen finden sich sehr selten. Die einzelnen Glieder der Kette werden bald von einzelnen, bald von Gruppen von Genitalzellen gebildet, und zwar sind solche Gruppen von Anfang an vorhanden. Die Genitalzellen liegen stets im Cölomepithel, dessen Elemente sie auseinanderdrängen, so daß sie an die Lichtung der Leibeshöhle anstoßen. Man kann diese Zellen infolgedessen als nackte Genitalzellen im Gegensatz zu den später von dem Cölomepithel umhüllten und von der Leibeshöhlenlichtung abgetrennten Genitalzellen bezeichnen.

Die Genitalzellen treten in den einzelnen Teleostierembryonen zu ganz verschiedenen Zeiten auf; die Differenz ist nicht nur eine absolute, sondern auch eine relative, indem zwischen dem Entwickelungsgrad anderer Organe und dem Auftreten der Genitalzellen kein Zusammenhang besteht. Wir trennen die einzelnen Vertreter am besten in zwei Gruppen. In der einen erscheinen die Zellen während der embryonalen Entwickelung, in der anderen erst nach Abschluß derselben im ausgeschlüpften Fisch. Während des embryonalen Lebens und zwar sehr früh wurden die Genitalzellen beobachtet bei Zoarces-Embryonen von 2 mm Körperlänge (JUNGERSEN 1889), bei Salmo salar-Embryonen vom 31. Tage der Entwickelung (die Gesamtentwickelung beansprucht 96—105 Tage) und bei Trutta-Embryonen vom 25. Tage der Entwickelung (Entwickelungsdauer ca. 100—104 Tage). Spät im Laufe der Embryonalentwickelung treten die Geschlechtszellen auf bei Gadus morrhua, bei welcher 10 Tage alte Embryonen Genitalzellen besitzen (JUNGERSEN 1889), bei Perca fluviatilis, deren 4 mm langen Embryonen bereits Genitalzellen erworben haben (das Ausschlüpfen erfolgt bei 5—6 mm langen Tieren). Ferner gehören zur ersten Gruppe Pleuronectes (JUNGERSEN 1889) und Coregonus lavaretus, wenigstens fand JUNGERSEN (1889) hier bei einem ausgeschlüpften Exemplar die Genitalzellen bereits vorhanden. Zur zweiten Gruppe gehören Rhodeus amarus, bei dem erst ausgeschlüpfte Junge, und zwar von 5—6 mm Länge, Genitalzellen zeigen (das Ausschlüpfen erfolgt nach JUNGERSEN [1889] bei 4 mm langen Exemplaren), ferner sind wahrscheinlich alle Cyprinoiden (JUNGERSEN 1889) zu dieser Gruppe zu rechnen. Die Genitalzellen fehlen ferner den eben ausgeschlüpften Fischen von Idus melanotus von 6—7 mm Länge (JUNGERSEN 1889), den 3 Tage alten Jungen von Clupea harengus, 9—10 mm lang (JUNGERSEN 1889), ferner bei Gobius (MAC LEOD 1881), Hippocampus brevirostris (MAC LEOD 1881) und Syngnathus acus (MAC LEOD 1881); dasselbe gilt auch wahrscheinlich für Ophidium barbatum und Scorpaena scropha (MAC LEOD 1881). Auffallend spät entwickeln sich die Genitalzellen bei Anguilla vulgaris, trotz weit vorgeschrittener Gesamtorganisation zeigen sogen. Glasaale von 65—71 mm Länge noch keine Spur von Genitalzellen (BROCK 1881). Für diese auffallenden Unterschiede in dem zeitlichen Auftreten der ersten Geschlechtszellen läßt sich ein positiver Grund nicht anführen. Das Auftreten hängt weder von der längeren oder kürzeren Entwickelung des Embryo im Ei ab, noch erfolgt es bei den einzelnen Vertretern der gleichen Familie in entsprechenden Zeitabschnitten; Coregonus lavaretus hat z. B. nach JUNGERSEN eine Entwickelungsdauer von 122 Tagen, Lachs und

Forelle schlüpfen ca. am 100. Tage aus, bei dem ersten Vertreter der Salmoniden entwickeln sich die ersten Genitalzellen zur Zeit des Ausschlüpfens, bei den letzteren beiden Vertretern bereits am 25. resp. 31. Tage der Entwickelung. Auch die Lebensweise des Fisches, der Aufenthalt in salzigem oder süßem Wasser scheint keinen Einfluß auf das Auftreten der Genitalzellen zu besitzen.

Die ersten auftretenden Genitalzellen bestimmte ich mit BÖHI (1904) bei einem Forellenembryo vom 25. Tage mit 18 Ursegmentpaaren in der Höhe des 7. und 8. Ursegmentes. Es waren im ganzen vier Zellen vorhanden, welche sämtlich in der Seitenplatte mit noch latenter Lichtung lagen. Bei Lachsembryonen wurden fortlaufende Bestimmungen über Zahl und Ausbreitung der Genitalzellen von BÖHI (1904) ausgeführt. Ueber die Zahl der Genitalzellen orientiert die folgende Tabelle:

Tag der Befruchtung:	Zahl der Genitalzellen:	Tag der Befruchtung:	Zahl der Genitalzellen:
31.	20	82.	44
33.	23	85.	60
35.	40	88.	54
38.	42	92.	30
40.	45	101.	40
45.	45	112.	54
50.	47	119.	37
55.	73	133.	39
60.	51	154.	46
68.	46	185.	234
75.	44	199.	373

Aus der Tabelle geht hervor, daß bereits 4 Tage nach dem ersten Auftreten, am 35. Tage, eine Zahl der Genitalzellen erreicht wird, welche mit geringen Schwankungen bis zum 154. Tage konstant bleibt. Erst mit dem 185. Tage setzt ganz plötzlich eine excessive Vermehrung der Genitalzellen ein.

Die Lage der Genitalzellen vom 31.—199. Tage geht aus der folgenden Tabelle hervor:

Tag der Befruchtung:	Ausdehnung rechts:	Ausdehnung links:
31.	11.—29. Ursegment	10.—25. Ursegment
33.	14.—30. „	14.—24. „
35.	9.—21. „	9.—25. „
38.	13.—31. „	15.—26. „
40.	10.—32. „	11.—31. „
45.	9.—23. „	13.—25. „
50.	12.—26. „	12.—24. „
55.	10.—27. „	11.—25. „
60.	10.—27. „	11.—25. „
68.	9.—25. „	12.—25. „
75.	12.—22. „	12.—23. „
82.	11.—26. „	13.—25. „
85.	9.—26. „	14.—25. „
88.	13.—31. „	16.—29. „
92.	13.—25. „	14.—23. „
101.	14.—28. „	12.—26. „
112.	13.—26. „	14.—23. „
119.	9.—22. „	12.—23. „
133.	11.—32. „	11.—29. „
154.	9.—21. „	10.—21. „
185.	9.—27. „	9.—28. „
199.	9.—28. „	9.—28. „

Berechnet man aus diesen Zahlen die Durchschnittswerte, so ergiebt sich auf der rechten Seite eine ungefähre Ausdehnung der Genitalzellen vom 10.—26. Segment, also über ca. 16 Segmente, in maximo vom 9.—32. Segment, also über 24 Segmente, auf der linken Seite vom 12. bis zum 25. Segment, also über 14 Segmente, in maximo vom 9.—31. Segment, also über 23 Segmente. Höhere als die Durchschnittswerte trifft man sowohl bei jungen als bei alten Embryonen, so daß man sagen kann, und damit kommen wir auf die alten Angaben von JUNGERSEN (1889) zurück, daß die Ausdehnung der Anlage von Anbeginn an der späteren Ausdehnung der Genitalregion entspricht. Bei Zoarces, Perca und Gadus beschränkt sich die Genitalregion auf den hinteren Teil der Leibeshöhle, während sie bei Rhodeus im vorderen und mittleren Drittel derselben liegt (JUNGERSEN 1889). Zu der Leibeshöhle, welche sich meistens über 28 Segmente erstreckt, verhält sich die Genitalregion so, daß sie ungefähr in ihre Mitte zu liegen kommt; vor der Genitalregion befinden sich 10, hinter der Genitalregion noch 13 Segmente der Leibeshöhle. Auffallende Unterschiede zwischen beiden Seiten des gleichen Tieres finden sich nirgends ausgeprägt; aus der Tabelle geht hervor, daß die linke Seite keine so lange Genitalregion entwickelt wie die rechte, die Unterschiede sind aber unbedeutend, 10,4 gegen 12 (kraniales Ende), 25,5 gegen 26,6 (kaudales Ende); ebensowenig finden sich Unterschiede zwischen den Geschlechtern ausgeprägt. In der Genitalregion liegen die meisten Genitalzellen in einer Reihe angeordnet, welche dem Orte der späteren Genitalfalte entspricht. Ich gebe in Fig. 401 einen Längsschnitt durch ein Stück der Genitalregion eines Lachsembryo vom 36. Tage wieder. Man sieht in ihm die Genitalzellen ganz unregelmäßig, bald allein, bald zu zweit, bald zu mehreren gelagert; Zeichen metamerer Anordnung der Genitalzellen ließen sich bei keinem Embryo nachweisen. In der Querrichtung weisen die Genitalzellen anfangs eine ziemlich regellose Lage auf, sie finden sich zwar stets im Gebiete der Seitenplatte, hier aber an den verschiedensten Stellen; solange die Seitenplatte eine latente Lichtung aufweist, können sie sowohl in der Somatopleura, als der Splanchnopleura, als zwischen beide Blätter eingekeilt vorkommen. Tritt die Cölomlichtung auf, und nimmt sie an Weite zu, so finden sich die Genitalzellen mit Vorliebe im dorsalen Teil der Leibeshöhle dicht an der Mesenterialwurzel. Von diesem Lieblingssitz können sie sich lateralwärts bis unter den primären Harnleiter erstrecken, das würde nach unserer Definition dem Orte der regionären Genitaldrüsen entsprechen. Außer dieser regionären Lage kommen sie extraregionär in dem splanchnopleuralen Ueberzug des Darmes und zwischen den beiden Blättern des Mesenteriums vor (Fig. 402). Ob es sich bei diesen Zellen um wandernde Elemente handelt, die ihr Ziel noch nicht erreicht haben, oder um stabile Elemente, welche zu Grunde gehen, ist nicht zu bestimmen. Aehnliche Resultate wie die eben beschriebenen erhielt JUNGERSEN (1889) bei seinen Untersuchungen von Zoarces viviparus und Perca fluviatilis; bei Zoarces finden sich die Genitalzellen — entsprechend der späteren Anheftung der Genitalfalte an das dorsale Mesenterium — von Anfang an an der Wurzel des letzteren.

Ueber die Abstammung der Genitalzellen der Teleostier habe ich bereits teilweise im allgemeinen Kapitel über die Genitalzellen berichtet. EIGENMANN (1892, 1897) konnte bei Cymatogaster die Genital-

zellen bis zu den Furchungszellen 5. Ordnung zurückverfolgen, sie sind also bei diesem Teleostier thatsächlich Bildungen sui generis, die erst sekundär an ihren definitiven Ort kommen. Auch Nussbaum (1880) leugnet die Abstammung der Genitalzellen aus dem

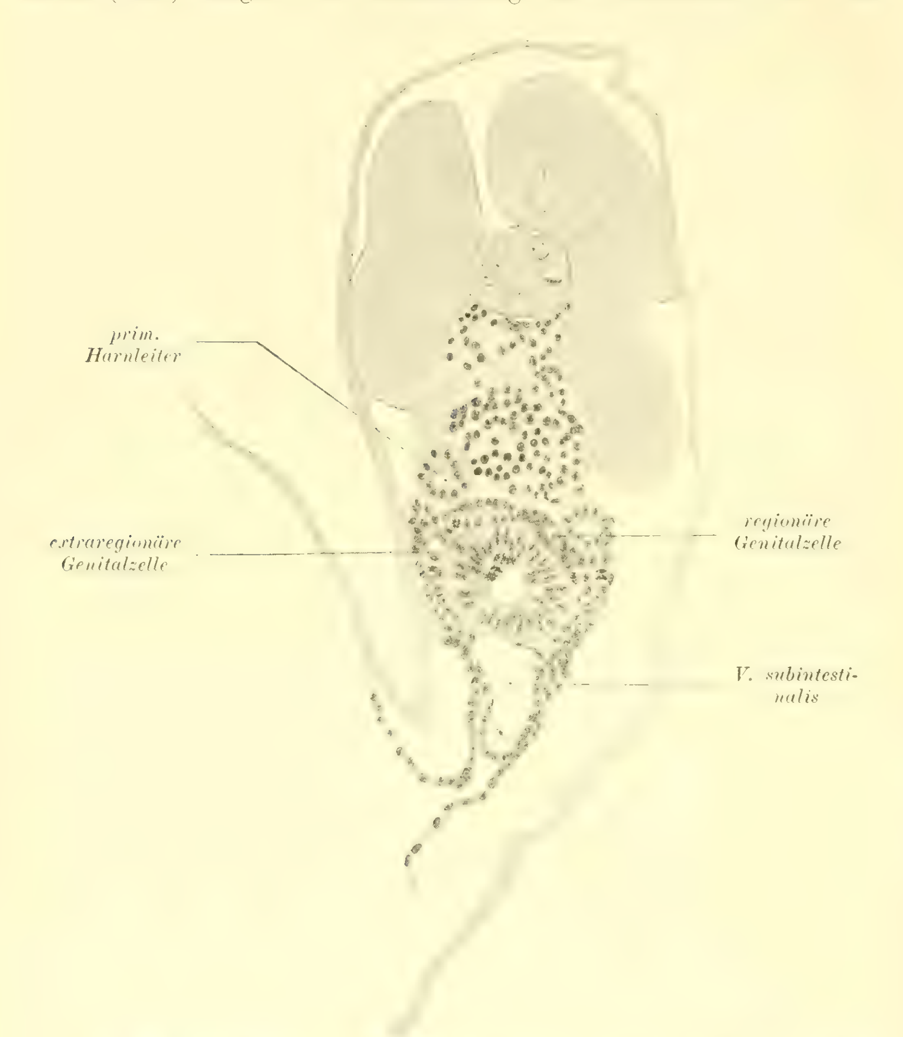


Fig. 402. Querschnitt eines Lachsembryos vom 31. Tage. Vergr. 150 : 1. Regionäre und extraregionäre Genitalzellen.

Cölomepithel und führt sie aus theoretischen Gründen ohne thatsächlichen Beweis auf Zellen zurück, denen ab ovo eine besondere Stellung zukäme. Bei allen übrigen Teleostiern, bei denen die Genitalzellen spät zur Beobachtung gelangen, müssen sie von Elementen des Cölomepithels abgeleitet werden, was selbstverständlich nicht ausschließt, daß diese Cölomelemente theoretisch als besondere Zellen aufgefaßt werden können; infolge ihres verspäteten Erscheinens haben sie die Charaktere, welche sonst junge Genitalzellen auszeichnen, verloren.

das gilt namentlich für die ersten Genitalzellen von Anguilla, die erst in 65—71 mm langen Fischen erscheinen. Wir müssen die Frage nach der Herkunft der ersten Genitalzellen der Teleostier offen lassen.

Aus der oben wiedergegebenen Tabelle von BÖHI geht hervor, daß beim Lachs die ersten Genitalzellen in bestimmter Menge gebildet werden, zwischen 40 und 50, und dann ein ziemlich langes Ruhestadium durchmachen, das bis zum 154. Tage der Befruchtung reicht. Vom 185. Tage an tritt plötzlich eine excessive Vermehrung ein, von 46 auf 234 am 185. und 373 am 199. Tage. Wir müssen also unbedingt, wenigstens für Salmo salar, eine zweite Periode der Genitalzellenbildung annehmen. Woher kommen diese zahlreichen sekundären Genitalzellen? Die meisten Autoren sind zu der Ansicht gelangt, daß nachgebildete Genitalzellen nur aus den primären Genitalzellen hervorgehen können, sie leugnen eine Abstammung derselben vom Cölomepithel, nur BROCK (1887) und HOFFMANN (1886) nehmen

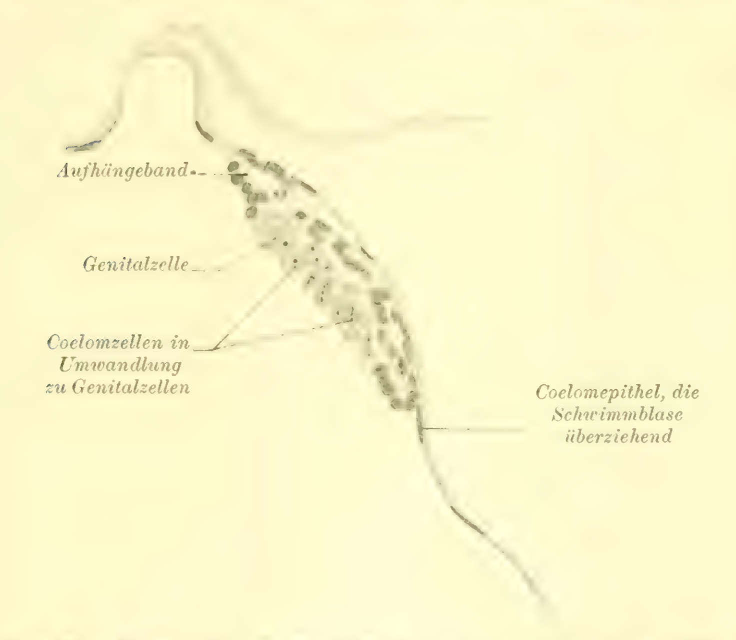


Fig. 403. Querschnitt der Genitalfalte eines jungen Lachses, 199 Tage nach der Befruchtung, Ende des dritten Monates, nach dem Ausschlüpfen. Vergr. 540 : 1. — Man sieht eine Reihe von Uebergangsstadien zwischen einer gewöhnlichen Cölomepithelzelle und einer Genitalzelle.

eine Neubildung sekundärer Genitalzellen vom Cölomepithel an. NUSSBAUM (1880) macht auf die eigentümliche Anordnung der vermehrten Genitalzellen in Nestern aufmerksam, die Vermehrung stelle keine kontinuierliche Reihe her, sondern vervielfältige nur die bereits vorhandenen durch Intervalle voneinander getrennten Genitalzellen; das spräche für eine Vermehrung der Genitalzellen durch Teilung der vorhandenen. Teilungen der Genitalzellen sind an jedem jungen Fisch zu beobachten, ich muß also gleich NUSSBAUM einen Teil der nachgebildeten Genitalzellen von den primären ableiten, ein anderer Teil

entsteht dagegen unzweifelhaft aus dem Cölomepithel. Die Tabelle Böhi's hat ergeben, daß die Vermehrung der Genitalzellen bei den Fischen erst mit dem 185. Tage eintritt, wenn also der junge Fisch fast drei Monate alt ist. Diese Thatsache erklärt zunächst ohne weiteres die zahlreichen negativen Befunde. Ich gebe in Fig. 403 einen Querschnitt durch die Genitalfalte eines jungen Lachses vom 199. Tage nach der Befruchtung. Die Genitalfalte zeigt an ihrer lateralen Seite im dorsalen Teil eine deutliche Genitalzelle, unmittelbar ventral von der Genitalzelle besitzt das Cölomepithel gegenüber dem des freien Randes und dem der medialen Seite der Genitalfalte einen anderen Charakter. Die kleinen, dunkel sich färbenden Kerne der medialen Seite gehen allmählich in helle größere Kerne über, und diese wieder zeigen alle Uebergänge zu den Kernen fertiger Genitalzellen. Wie lange diese Neubildung von Genitalzellen aus den vorhandenen und aus dem Cölomepithel anhält, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, doch ist die Periode, in der diese Quelle sich ergiebig erweist, eine kurze, denn es gelang Böhi in einem jungen Lachs vom 277. Tage der Entwickelung nicht mehr, Uebergangsformen des Cölomepithels zu Genitalzellen nachzuweisen.

Die angelegten Genitalzellen werden sehr bald von den Cölomepithelzellen umwachsen. Es entsteht zunächst eine wenig vorspringende Leiste, die Genitalleiste (Fig. 404), und durch allmähliche Vergrößerung dieser die Genitalfalte. Die bereits etwas abgeflachten Cölomzellen erhalten durch die zwischen ihnen auftretenden Genitalzellen gleichsam einen Impuls zum Wachstum, sie vergrößern sich, ihre Kerne werden wieder rund und stehen dicht gedrängt; die Wachstumszone reicht im Querschnitt medianwärts bis zur Radix mesenterii, lateralwärts bis zum Uebergang der dorsalen in die laterale Leibeswand. Die vergrößerten Cölomepithelzellen schieben sich dann über die Genitalzellen hinweg, und da diese an und für sich schon in die Leibeshöhle vorsprangen, entsteht die Genitalleiste, in deren Centrum die Genitalzellen liegen; die Genitalleiste besteht nur aus Cölomzellen und Genitalzellen, irgend welche Hohlräume oder gar Intercellularsubstanz sind nicht nachzuweisen. Da die Genitalzellen sich vor Auftreten der Leiste in zwei Längsreihen angeordnet haben, erscheint die Genitalleiste als gerade Linie in der dorsalen Leibeswand. Die Genitalleiste ist zum erstenmal bei Lachsembryonen aus dem 60. Tage der Entwickelung nachzuweisen, bei Phoxinus laevis in Embryonen von 8 mm (G. Schneider 1895); sie tritt fast mit einem Schlag in dem Raum vom 10. bis zum 23. Ursegment auf, entspricht also fast vollständig der durchschnittlichen Ausdehnung der Genitalregion (p. 647). Die Leiste entwickelt sich nicht kontinuierlich, sondern besteht aus einzelnen Verdickungen, von denen jede an ein Genitalzellennest gebunden ist; dabei kann es vorkommen, daß einzelne Genitalzellennester zunächst nicht überwachsen werden. Da die Genitalzellen nicht metamer auftreten, so sind selbstverständlich die an sie gebundenen Verdickungen der Genitalleiste gleichfalls dysmetamer angeordnet. Weiterhin fließen die einzelnen Verdickungen zusammen, das Zusammenfließen beginnt in der Mitte im Bereiche des 19.—20. Ursegmentes und schreitet von da kranial- und kaudalwärts fort. Am 82. Tage der Entwickelung erreicht die kontinuierliche Leiste das 11. resp. 23. Rumpfsegment, am 92. Tage das 9. resp. 35. Ursegment. Die Genitalleiste überschreitet also sowohl kranial wie kaudal die Genitalregion, und wir dürfen des-

wegen einen progonalen, einen gonalen und einen epigonalen Abschnitt unterscheiden. Die größte kaudale Ausdehnung der Genitalleiste wurde bei einem jungen Lachs am 185. Tage der Entwickelung beobachtet, wo sie das 40. resp. 41. Rumpfsegment erreichte, doch waren die letzten Ausläufer diskontinuierlich, gleichsam als wären sie um Genitalzellen herum entstanden, welche nicht zur Entwickelung gelangten. Hervorzuheben ist schließlich noch, daß in diesem Falle die Genitalleiste den After kaudalwärts überschritt, der sich in der Höhe des 40. Rumpfsegmentes befand. Die vorderste Grenze kann bis zum 4. Rumpf-



Fig. 404. Querschnitt eines Lachsembryos, vom 85. Tage nach der Befruchtung in der Höhe des 14. Rumpfsegmentes. Vergr. ca. 240 : 1, nach BÖHI (1904). — Auf der rechten Seite (in der Figur links) liegen drei nackte Genitalzellen, auf der linken Seite beginnt die Bildung der Genitalleiste.

segment reichen. Während die Genitalleiste noch nicht ihre volle Ausbildung erhalten hat, setzt bereits die Anlage der Genitalfalte ein. Sie konnte zum erstenmal bei einem Lachsembryo vom 85. Tage der Entwickelung nachgewiesen werden und erscheint sogleich in größerer Ausdehnung, vom 13.—23. Ursegment, also in fast identischer Ausdehnung mit der ersten Anlage der Genitalleiste und der Genitalregion. Auch die Genitalfalte entsteht nicht einheitlich, sondern diskontinuierlich. Die Leiste wandelt sich dadurch zur Falte um, daß die bisher in geschlossener Masse liegenden Cölomzellen in zwei an der Spitze der Leiste zusammentreffenden Reihen auseinanderweichen und zwischen sich einen Hohlraum einschließen, der sicher keine strukturierten Elemente, sondern nur Flüssigkeit enthält. Die gleiche Art der Entwickelung der Genitalfalte aus der Genitalleiste beschreibt MAC LEOD (1881) bei Hippocampus und Belone. Bei einem Embryo vom 92. Tage der Entwickelung hat die Falte bereits den progonalen und epigonalen Abschnitt der Leiste erreicht, und im gonalen Abschnitt ist sie kontinuierlich geworden. Die Genitalfalte erreicht niemals die gleiche Längenausdehnung wie die Leiste, sie setzt sich stets sowohl im progonalen als epigonalen Abschnitt, allmählich sich verflachend, in die an dieser Stelle unverändert bleibende Genitalleiste fort. Die totale Länge der Genitalfalte schwankt zwischen 27 und 32 Rumpfsegment-Durchmessern. Die vorderste Grenze der Genitalfalte kann das 4., die hinterste

den Zwischenraum zwischen 40. und 41. Rumpfsegment erreichen. Die Höhe der Genitalfalte nimmt kontinuierlich, wenn auch langsam zu. Am 92. Tage der Entwickelung beträgt die Entfernung zwischen Faltenfirst und Faltenbasis 20,8 μ, am 199. Tage 62 μ. Die Insertion der Genitalfalte erfolgt bald an der Wurzel des Mesenteriums (Muränoiden, Brock 1881), bald an der Stelle, wo der primäre Harnleiter der dorsalen Leibeswand anliegt (Lachs, Forelle), bald am Mesenterium selbst (Zoarces viviparus, Jungersen 1889). Später, wenn retroperitoneal Organe auftreten und sich allmählich in die Leibeshöhle eindrängen.

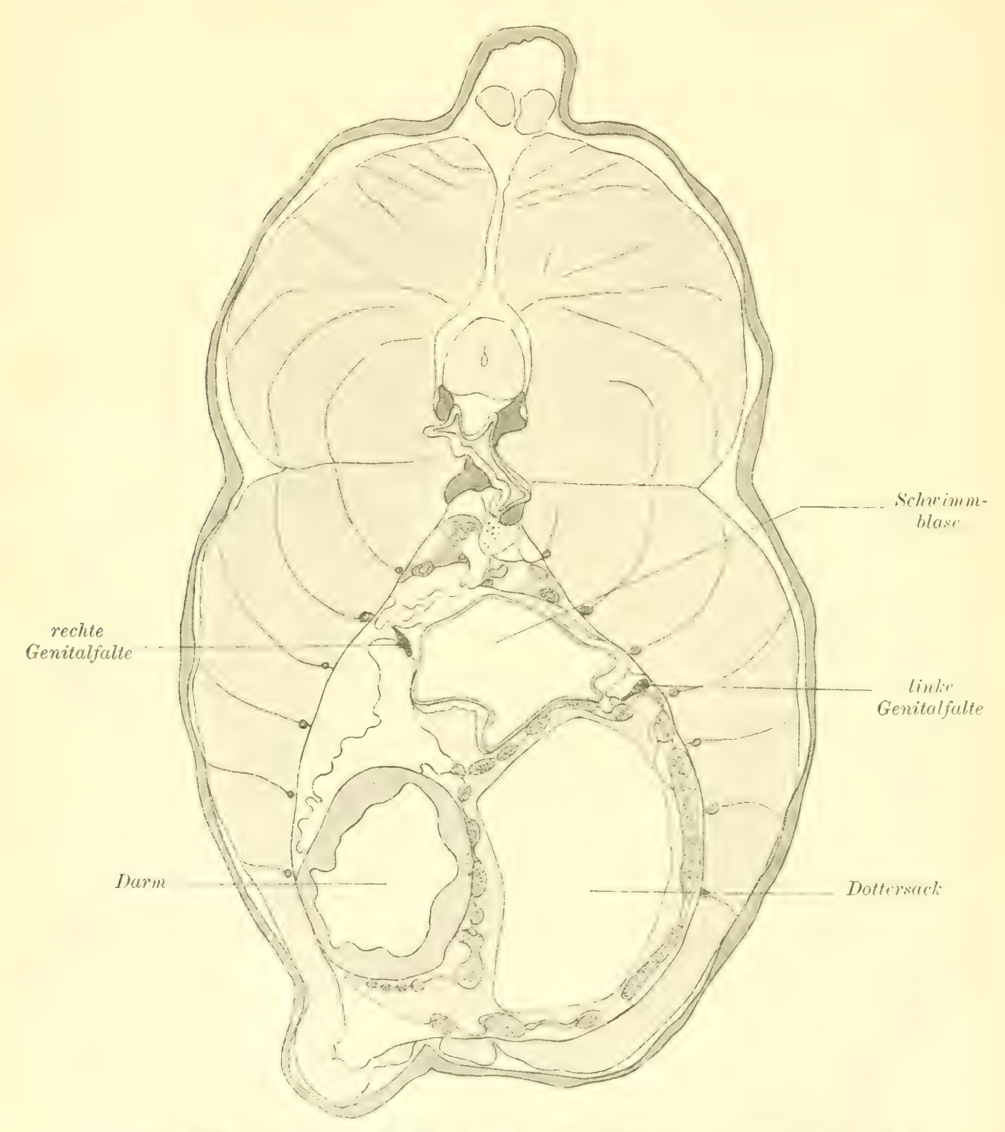


Fig. 405. Querschnitt durch einen ausgeschlüpften Lachs, 199 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 60 : 1. — Die sich in das dorsale Mesenterium einschiebende Schwimmblase verlagert die linke Genitalfalte.

werden die Genitalfalten scheinbar verlagert. So erscheint im Bereich des vorderen Abschnittes der Genitalfalte die Schwimmblase, sie liegt anfangs symmetrisch, entfaltet sich aber später bei ihrer Einstülpung in die Leibeshöhle hauptsächlich nach links, es wird infolgedessen die linke Genitaldrüse weiter ventralwärts verlagert als die rechte, und sie erscheint wie an das dorsale Mesenterium angesetzt, in welches die Schwimmblase eintritt (Fig. 405). Die gleiche Lageverschiebung tritt in der kaudalen Partie der Genitalfalte durch die Harnblase ein, nur daß hier infolge der symmetrischen Lage derselben die Verschiebung beider Genitalfalten gleichmäßig erfolgt. Auch die Art und Weise, wie die Genitalfalte in die Leibeshöhle herabhängt, ist eine verschiedene, nicht bloß bei den verschiedenen Embryonen, sondern auch auf derselben Seite des gleichen Embryos. Wir finden die Falte auf dem Querschnitt bald in medio-lateraler, bald in dorso-ventraler, bald in ventro-medialer Richtung gestellt, bald ist die Falte in der Weise dorsalwärts umgeschlagen, daß ihre mediale Fläche lateral- und ihre laterale medialwärts sieht: der Drüsenabschnitt der Falte bildet dann mit dem Aufhängeband eine Bucht.

Wir haben bereits festgestellt, daß die Genitalzellen meist in der Nähe der Kuppe der Genitalfalte liegen. Sobald sie vom 185. Tage ab eine mächtige Vermehrung erfahren, gruppieren sie sich in ganz bestimmter Art und Weise in der Mitte der Genitalfalte am lateralen Rande und innerhalb des Cölomepithelüberzuges. Durch diese Gruppierung wird ein Unterschied zwischen medialer und lateraler Seite herbeigeführt, der durch das Verhalten der Cölomzellen noch

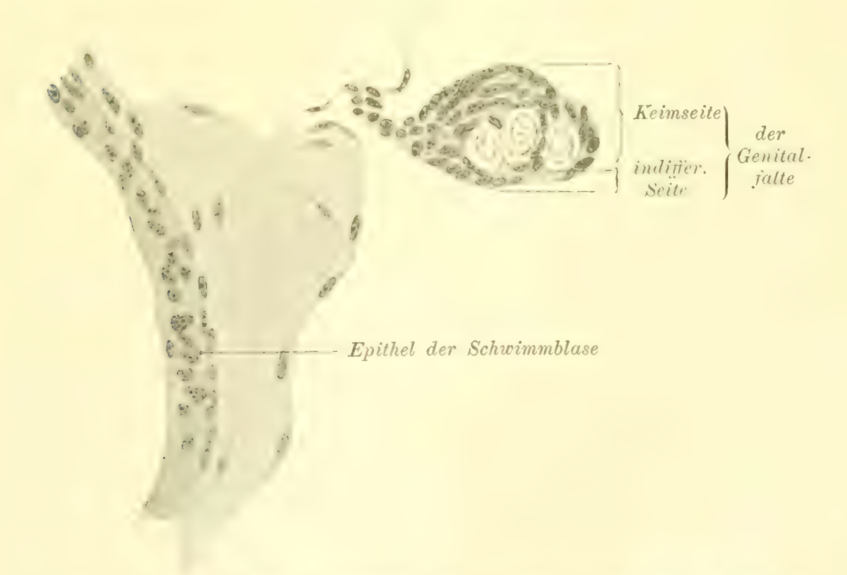


Fig. 406. Querschnitt der Genitalfalte eines jüngeren Lachses, 199 Tage nach der Befruchtung, nach Böhi (1904). Vergr. 427 : 1. Der Schnitt ist so gestellt, daß die natürliche Lage der Genitalfalte wiedergegeben ist, deren laterale Seite dorsal, deren mediale Seite ventral liegt. — Die laterale Seite ist stark verdickt, ihre Genitalzellen sind ganz an die mediale herangeschoben. Ein Stroma existiert zwischen dem Epithel der Keimseite und dem der indifferenten Seite nicht.

vertieft wird. Dieselben bleiben auf der medialen Seite in der ursprünglichen Form, zeigen runde Kerne mit gering entwickeltem Zellleib, auf der lateralen Seite dagegen differenzieren sie sich weiter, werden größer, ihr Zellleib nimmt Cylinderform an, die Kerne erscheinen als große Ovale, aber nicht mehr homogen, sondern das Chromatin ist teils an der Peripherie des Kernes in dichter Lage, teils in wenigen Körnchen oder weitmaschigen Netzen im Innern verteilt (Fig. 403). Ich habe bereits oben erwähnt, daß aus diesen so veränderten Zellen sich alle Uebergänge zu den Genitalzellen ableiten lassen, und habe angenommen, daß ein Teil der vom 185. Tag plötzlich in großer Menge neugebildeten Genitalzellen aus diesen Uebergangsformen entsteht. Die auf diese Weise charakterisierten beiden Seiten der Genitalfalte behalten den Unterschied dauernd bei, so daß man die Ausdrücke Keimseite (FREUD 1877) und nicht-differenzierte Seite anwenden kann. Der Uebergang zwischen Keimseite und nicht-differenzierter Seite wechselt, indem bald die ganze laterale Seite, bald nur Teile derselben zur Keimseite werden. Wenn

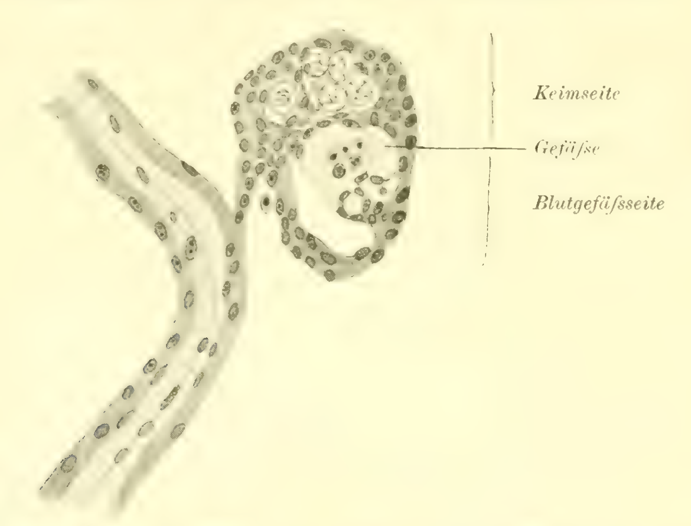


Fig. 407. Linke Genitalfalte eines jungen Lachses, 227 Tage nach der Befruchtung, nach BÖHI (1904). Vergr. 333 : 1. — Zwischen Keimseite und indifferenter Seite der Genitalfalte sind Blutgefäße eingedrungen. Die indifferente Seite erscheint fast nur wie eine Gefäßwand und führt daher von diesem Stadium ab den Namen „Gefäßseite“.

die Zahl der Genitalzellen zunimmt, so verdickt sich die Keimseite gewaltig und füllt mehr und mehr das Innere der Genitalfalte aus (Fig. 406). Es muß festgestellt werden, daß nicht eine Einwanderung der Genitalzellen in das Innere der Genitalfalte erfolgt, sondern daß nur eine Verdickung der Keimseite eintritt; die in die Tiefe gedrängten Genitalzellen verlieren niemals den Zusammenhang mit dem Epithel der lateralen Seite (Fig. 406 und 407). So erhalten wir schließlich in der ausgebildeten Genitalfalte eine geschlossene Epithelmasse, welche sich aus den dicht aneinander gepreßten beiden Seiten, der verdickten Keimseite und der dünn gebliebenen nicht-differenzierten Seite zusammensetzt. Für Belone und Hippocampus giebt MAC LEOD (1881) gleichfalls die laterale Seite der Genitalfalte als Keimseite an, während die mediale als abgeplattet geschildert wird.

Durch den Mangel an Platz wird ein Druck erzeugt, den die Vergrößerung der einzelnen Genitalzellen noch erhöht, und die Folge dieses Druckes ist ein Zusammenpressen eines Teiles der nicht-differenzierten Cölomzellen der Keimseite. Dieselben passen sich der Kugelform der Genitalzellen an, werden schalenförmig und haben in dieser Form den Namen der Follikelzellen erhalten. Die Follikelzellen sind keine durch Abstammung oder histologischen Bau besonders ausgezeichnete Zellen, sondern stellen gewöhnliche Cölomzellen dar, welche sich nur dem vorhandenen Platz angepaßt haben. Niemals findet man Bilder, welche die Möglichkeit einer Umwandlung der Genitalzellen in Follikelzellen geben würden. Es genügt daher, in der indifferenten Keimdrüse der Teleostier nur zwei Elemente: Genitalzellen (primäre und sekundäre) und nicht-differenzierte Cölomzellen zu unterscheiden.

Am 227. Tage wandern vom Aufhängeband aus Gefäße in den von Anfang an bestehenden Spaltraum zwischen Keimseite und nicht-differenzierter Seite ein und entfalten sich hier (Fig. 407). Mit ihnen kommen wahrscheinlich auch Bindegewebszellen in das Innere der Genitalfalte hinein, doch ist natürlich eine Abstammung derselben von den Cölomzellen nicht auszuschließen. Die Gefäße liegen infolge der verschiedenen Dicke der beiden Seiten der medialen Oberfläche der Genitalfalte viel näher, und diese erscheint oft nur wie ein einfaches Epithel auf dem Gefäß; diese Lagebeziehung hat der medialen Seite den Namen der Blutgefäßseite verschafft. Mit der Ausbildung der beiden Seiten ist die Anlage der indifferenten Genitaldrüse abgeschlossen. Von hier an beginnt die Differenzierung in den beiden Geschlechtern besondere Bahnen einzuschlagen.

Die Differenzierung des Geschlechtes.

Die Geschlechtsdifferenzierung kann sich nach drei verschiedenen Richtungen äußern, einmal im histologischen Aufbau durch Entwickelung der Genitalzellen entweder zu Eiern oder Samenfäden, zweitens durch bestimmte Aenderungen in der äußeren Form der Genitalfalte und drittens bei denjenigen Formen, denen eiabführende Wege fehlen durch das Auftreten des Samenleiters beim Männchen. Die Differenzierung der Geschlechtszellen und die Differenzierung der äußeren Form treten nicht immer gleichzeitig auf, so ist bei mehreren Cyprinoiden (Gobius) schon in früherer Zeit, ohne daß ein histologischer Unterschied vorhanden ist, das Männchen an der viel breiteren Basis der Genitalfalte zu erkennen (JUNGERSEN 1889), ferner sollen sich nach JUNGERSEN (1889) bei Salmo fario die Geschlechter frühzeitig dadurch erkennen lassen, daß der gonale Teil der Genitalfalte beim Männchen weiter nach hinten reicht als beim Weibchen, ferner soll sich beim Weibchen die Keimseite der Genitalfalte viel stärker entwickeln als beim Männchen; ich konnte bei Salmo salar einen derartigen Unterschied nicht finden. Die Zeit der Geschlechtsdifferenzierung ist bei den meisten Vertretern sehr schwer zu bestimmen. Bei Salmo salar tritt sie ca. ein halbes Jahr nach dem Ausschlüpfen ein (Bestimmung nach in Gefangenschaft lebenden Exemplaren); bei Rhodeus amarus erfolgt sie bei ausgeschlüpften Fischen von 11 mm Länge (JUNGERSEN 1889), bei Zoarces viviparus beginnt sie bei jungen Fischen von 18 mm Länge (JUNGERSEN 1889).

Umwandlung der Keimdrüse zum Ovarium.

Durch Teilung der primären Genitalzellen und durch Neubildung sekundärer Genitalzellen aus dem Cölomepithel wird die Zahl sämtlicher Genitalzellen außerordentlich vermehrt. Die Neubildung sekundärer Genitalzellen ist wahrscheinlich auf eine bestimmte Altersperiode beschränkt. Bei Salmo salar schließt sie mit dem 227. Tage der Entwickelung ab. Ob später, vor einer neuen Laichperiode, wieder eine schubweise Neubildung von Genitalzellen erfolgt, ist mir nicht bekannt. Sämtliche Genitalzellen kommen schließlich in das Innere der Genitalfalte zu liegen und treiben dieselbe mächtig auf. Die Genitalzellen selbst vergrößern sich, sowohl was den Kern, als was den Zellleib anbetrifft, ihr Protoplasma nimmt allmählich an Dichtigkeit zu; es wird dadurch weniger durchsichtig, aber leichter färbbar. Gleichzeitig mit den Genitalzellen kommen auch gewöhnliche Cölomzellen in die Tiefe der Falte zu liegen. Der ganze Vorgang ist, wie schon oben hervorgehoben wurde, nicht als eine Lageverschiebung der einzelnen Zellen, sondern als eine Verdickung der gesamten Keimseite der Genitalfalte aufzufassen. Der gleiche Prozeß, der schon bei dem ersten Auftreten der Genitalzellen innerhalb des Cölomepithels stattfand, nämlich die Zusammenpressung der gewöhnlichen Cölomzellen durch die Genitalzellen, macht sich jetzt in noch vermehrtem Maße durch das excessive Wachstum der letzteren geltend, so daß wir einen Teil der Cölomzellen gleichsam wie Bogenstücke um die Genitalzellen angeordnet sehen, von einem Follikelepithel kann aber jetzt noch nicht die Rede sein. Wenn die Eibildung in der lateralen Wand der Genitalfalte aufhört, dann bildet sich eine kontinuierliche Außenschicht, aus gewöhnlichen Cölomzellen zusammengesetzt, und die Genitalzellen und Cölomzellen der tieferen Schicht liegen dann gleichsam in der Tiefe der Falte unter dem Cölomepithel. Erst wenn die Blutkapillaren zwischen die wachsenden Eier eindringen und mit ihm Bindegewebe auftritt, tritt eine Lockerung der bis dahin geschlossenen Epithelschicht ein, und wir haben dann voneinander getrennte Eier, denen einzelne gewöhnliche Cölomzellen anliegen und die von einer blutgefäßführenden Theca umgeben sind. Wenn die Eier sich noch weiter vergrößern, so springen sie über die Oberfläche des Eierstockes hinaus, stülpen das Oberflächenepithel der Genitalfalte vor sich her und erhalten so einen äußeren epithelialen Ueberzug. Bei Gasterosteus aculeatus tritt die Eibildung bei ausgeschlüpften Weibchen von 12 mm Länge auf, bei Acerina vulgaris beginnt die Umwandlung zu Eiern bei ausgeschlüpften Exemplaren von 19—26,5 mm Länge, bei Gobio fluviatilis sind die Eier bereits bei 26 mm großen Weibchen entwickelt.

Die Aenderung der äußeren Form der Genitalfalte bei dem Uebergang der indifferenten Keimdrüse in das Ovarium geht in verschiedener Art und Weise vor sich.

a) Die Eierstöcke behalten die Form der indifferenten Geschlechtsdrüse bei, d. h. sie bilden einfache Falten an der dorsalen Leibeswand, der Radix mesenterii oder schließlich des Mesenteriums selbst. Die Falte enthält dann an ihrer Kuppe die eigentliche Drüsenmasse des Eierstockes, an ihrer Basis ist sie leer und wird bei den einzelnen Arten zu einem verschieden langen Mesovarium. Dieser einfachste Zustand wird repräsentiert durch die Aale (BROCK 1878).

b) Die Eierstöcke behalten die Form der einfachen Falte bei, werden aber an ihrer lateralen Seite, d. h. da, wo die Eier gebildet

werden, eingefaltet, so daß der Eierstock auf dem Querschnitt wie aus zahlreichen Blättern besteht (Salmoniden [BROCK 1878], Muränoiden [GÜNTHER 1880], Galaxiiden [GÜNTHER 1880], Notopterus [GÜNTHER 1880], Hyodon [JUNGERSEN 1889], und einzelne Clupeiden [BROCK 1881]). Salmo salar bietet insofern Uebergänge zu den folgenden Gruppen c und d, als an seinem kranialen Pol der freie Rand des Eierstockes mit dem dorsalen Cölomepithel verschmilzt und einen kurzen, vorn blind geschlossenen Kanal (parovarialen Eileiter) bildet, und zweitens dadurch, daß sich bei ihm einzelne ovariale Falten über eine größere Strecke zu einem kurzen entoovarialen Eileiter schließen.

c) Die Eierstocksfalten reduzieren sich auf eine einzige Falte, welche sich aber über die ganze Länge des Eierstockes erstreckt, sich weiterhin in ganzer Ausdehnung schließt und so einen im Innern des Eierstockes blind beginnenden Kanal (entoovarialer Eileiter) erzeugt (Fig. 408). Entoovariale Eileiter entwickeln: Belone acus (MAC LEOD 1881), Acerina vulgaris (JUNGERSEN 1889), Zoarces, Perca, Gasterosteus und vielleicht Gadus (JUNGERSEN 1884). Die Bildung der Falte erfolgt so, daß gewöhnlich die laterale Seite der Genitalfalte, die sogen. Keimseite, soweit sie Genitalzellen enthält oder Genitalzellen bilden kann, also soweit sie von Keimepithel bedeckt ist, in das Innere der Genitalfalte eingestülpt wird und so die innere Auskleidung des künftigen entoovarialen Eileiters herstellt. Nur bei Zoarces erfolgt die Bildung der



Fig. 408. Querschnittsreihe durch den Eierstock einer ausgeschlüpften Acerina von 15 mm Länge, nach JUNGERSEN (1889). — Die Entwickelung des entoovarialen Eileiters schreitet von vorn nach hinten fort. In Schnitt 10 haben wir die einfache bandförmige Genitalfalte, in Schnitt 9 tritt die Ovarialfalte auf, vertieft sich mehr und mehr und schließt sich, von Schnitt 4 ab, zum entoovarialen Eileiter.

Ovarialfalte an der medialen Seite der Genitalfalte (JUNGERSEN 1889). Die Einstülpung braucht nicht von Anfang an kontinuierlich zu sein, sondern kann an mehreren Stellen gleichzeitig beginnen und später erst kontinuierlich werden. Bei Salmo salar, dessen Entwickelung Uebergangszustände zwischen dem bandförmigen Eierstock und dem Eierstock mit entoovarialem Eileiter zeigt, konnte ich nachweisen, daß sich die an mehreren Orten beginnenden Einfaltungen zu Röhren schlossen, welche nebeneinander mehrere Segmente durchsetzten. Die mediale Seite, die sogen. Gefäßseite, und die nicht zur Keimseite differenzierten Abschnitte der lateralen Seite umwachsen den entoovarialen Eileiter und bilden auf diese Weise seine Außenwand. In dem Spaltraum zwischen Außenwand und Innenwand des Eierstockes entwickeln sich dann die Gefäße und die Bindegewebszellen und bilden die dicke bindegewebige Stützlamelle des ganzen entoovarialen Eileiters. Das Keimepithel wird innerhalb des entoovarialen Eileiters mehrschichtig

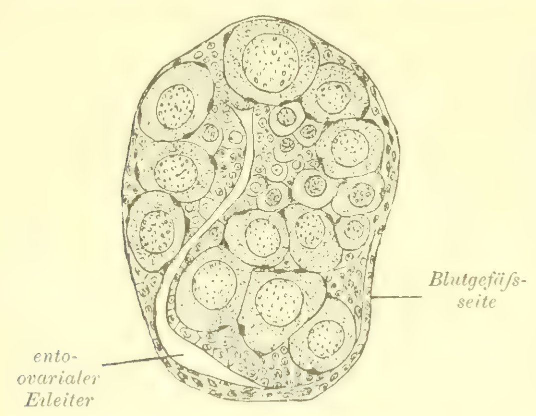


Fig. 409. Querschnitt eines Ovariums von Gasterosteus aculeatus, nach JUNGERSEN (1889), aus KORSCHELT und HEIDER (1902). — Die Ovarialfurche hat sich zum entoovarialen Eileiter geschlossen. Das Keimepithel, welches den Binnenraum desselben auskleidet, ist mehrschichtig, die Genitalzellen und jungen Eier werden gegen die basale Fläche des Keimepithels gedrängt und grenzen fast überall an die Außenwand der Genitalfalte, welche von einem niedrigen kubischen Epithel überzogen wird.

und grenzt sich gegen die Lichtung zu durch ein niedriges Cylinderepithel ab, welches in einzelnen Fällen Flimmerhaare tragen kann (Ophidium barbatum, MAC LEOD 1881); die jungen Eier rücken gegen die basalen Abschnitte des Keimepithels und füllen schließlich den Raum zwischen Keimepithel und Epithel der Faltenoberfläche vollständig aus (Fig. 409). Das Auftreten der Falte ist bei den einzelnen Arten verschieden, ebenso der Verschluß, der sowohl zuerst in der Mitte, als an beiden Enden, als am vorderen Ende allein beginnen kann. Soweit die ganze Keimseite in das Innere der Eierstocksröhre eingestülpt wird, werden Eierstöcke mit sogen. centralen Ovarialkanal entwickelt. Bei diesen kann die Eibildung an allen Stellen der Wand eintreten. Soweit neben dem Keimepithel nicht differenziertes Epithel der lateralen oder gar ein Teil der medialen Seite eingestülpt wird, werden sich Eierstöcke mit sogen. lateralen Ovarialkanal entwickeln, bei denen nur bestimmte Abschnitte des Ovarialkanales an der Eibildung sich beteiligen. Letzteres ist ganz sicher bei Gasterosteus während einer Zeit der Entwickelung nach JUNGERSEN (1889) der Fall (Fig. 409).

d) Die bandförmige Genitalfalte schlägt sich lateralwärts um und verwächst an ihrem freien Rande mit dem Epithel der dorsalen Leibeswand (Fig. 410): Rhodeus amarus [JUNGERSEN 1889], Gobio fluviatilis

[Jungersen 1889], Cobitis taenia [G. Schneider 1895] und wahrscheinlich alle übrigen Cyprinoiden, Esox lucius [Jungersen 1889], Clupea sprattus [Cunningham 1886/87], und wahrscheinlich Engraulis

Schwimmblase
parovarialer Eileiter
a
Darmwand

Epithelleiste der dorsalen Leibeswand
b
Genitalfalte



Fig. 410. Drei Querschnitte durch das hintere Ende des rechten Eierstockes eines Gobio fluviatilis von 20 mm Länge, nach Jungersen (1889). — Schnitt c geht durch den epigonalen Teil der Genitalfalte, wo dieselbe nur noch als Keimleiste erscheint. Schnitt b geht durch die Stelle, wo die Verwachsung zwischen der lateralwärts umgeschlagenen Genitalfalte und einer Leiste in der dorsalen Leibeswand sich einzuleiten beginnt. Schnitt a geht durch den fertig gebildeten parovarialen Eileiter.

[Wenckebach 1887]. Auf diese Weise entsteht wieder ein Kanal, welcher auch, aber nur scheinbar, innerhalb des Eierstockes liegt und auf ganz anderem Wege als der entoovariale Eileiter entsteht; ich will ihn als parovarialen Eileiter bezeichnen. Die Wand desselben wird

nur auf der einen Seite von dem Ovarium gebildet, auf der anderen von der dorsalen Leibeswand. Infolgedessen können sich auch die Eier nur auf der einen Seite entwickeln. Bei Rhodeus amarus (Jungersen 1889) beginnt der Umschlags- und Verwachsungsprozeß bei ausgeschlüpften Fischen von 11 mm Länge und scheint bei 19 mm langen Exemplaren beendet, bei Esox lucius ist nach Jungersen (1889) der parovariale Eileiter bei 60 mm langen, 4 Monate alten, Fischen in der vorderen Hälfte des Eierstockes gebildet, ebenso bei jungen Gobii von 20 mm Länge; dabei kann sich in den letzteren eine Leiste ausbilden, welche der sich umschlagenden Genitalfalte entgegenwächst (Fig. 410). Auch bei diesen Eierstöcken kann das Oberflächenepithel flimmern (Esox lucius [Leydig 1857], Cyprinus carpio und Leuciscus erythrophthalmus [Waldeyer 1870], bei den letzteren beiden nur im kaudalen Abschnitt). Bei Cobitis taenia beginnt nach G. Schneider (1895) die Verwachsung bei jungen Fischen von 30 mm Länge in der Mitte und schreitet von da kranial und kaudal sehr schnell fort, so daß schon bei 32 mm langen Exemplaren der parovariale Eileiter vollständig gebildet ist. Bei Phoxinus laevis beginnt die Entwickelung des parovarialen Eileiters bei Fischen von 14—15 mm Länge und kann schon bei Fischen von 16 mm Länge vollendet sein (G. Schneider 1895). Bei Rhodeus amarus beginnt nach Jungersen (1889) die Entwickelung des parovarialen Eileiters bei jungen Weibchen von 11 mm Länge und ist bei solchen von 19 mm Länge abgeschlossen; bei Gobio fluviatilis hebt die Verwachsung bei 12 mm langen Weibchen an und ist wahrscheinlich bei 20 mm langen Exemplaren vollendet (Jungersen 1889); bei einem 4 Monate alten Esox lucius von 60 mm Länge fand Jungersen (1889) den parovarialen Eileiter schon in der kranialen Hälfte gebildet.

Durch die Verwachsung der Genitalfalte mit der dorsalen Leibeshöhlenwand geht die mediale Seite der ersteren ohne Grenze in das Cölomepithel über, und es erscheint deshalb der ganze Eierstock wie retroperitoneal gelegen. Alle Angaben über eine solche Lage sind daher mit Vorsicht aufzufassen, namentlich wo die Ontogenie unbekannt ist.

Aus diesen Eierstöcken mit parovarialem Eileiter gehen sicher die Eierstöcke mit sogen. lateralen Ovarialkanal hervor.

Eine Mittelstellung zwischen den Eierstöcken der beiden Gruppen c und d nimmt vielleicht der Eierstock von Cobitis fossilis ein. Hyrtl (1850) beschreibt denselben als ein Band, das nach der lateralen Seite zu stark gekrümmt und das an den Rändern der so entstandenen Rinne mit dem dorsalen Cölomepithel verwachsen ist.

In den Kanälen des Eierstockes, mögen sie nur entoovariale- oder parovariale Eileiter sein, entstehen an der eibildenden Wand Falten. Die Falten können nach Jungersen (1889) Wucherungen des Ovarialparenchyms ihren Ursprung verdanken (Perca) oder sekundären Ovarialfurchen, welche von der primären in das Parenchym eindringen (Acerina, Zoarces); die Einfaltungen können schließlich zu taschenförmigen Ausstülpungen der Ovarialwand führen (Lophius, Korschelt und Heider 1902). Brock (1878) giebt nachfolgende Zusammenstellung über das Auftreten und die Anordnung der Falten:

1) Die eiertragende Fläche ist beschränkt auf einen schmalen Streifen der Eierstockswand oder bildet eine Falte (Scorpaena scropha [Rathke 1836], Lepadogaster biciliatus [Rathke 1836], Ophidium barbatum [Hyrtl 1850]).

2) Der größte Teil der Eierstockswand erzeugt Eier, zu dieser Gruppe werden wohl alle Teleostier gehören, deren Eierstockslichtung aus einer Ovarialfurche entsteht. Die Eier entstehen in unregelmäßig angeordneten höckerförmigen Hervorragungen der Eierstockswand (Lophobranchier [BROCK 1878], Blennius viviparus [RATHKE 1824]). Statt unregelmäßiger Höcker können sich deutliche Lamellen ausbilden, welche bald längs, bald quer verlaufen; längs verlaufende Lamellen besitzen die meisten Meerbrassen (Sargus annularis, Pagellus erythrinus, Box salpa, Chrysophrys aurata), die Serranusarten, von den Makrelen Scomber scomber und Zeus faber, ferner Mullus ap., Sciaena remosa, Caranx trachurus, Gadus barbatus, Belone acus und Blennius sanguinolentus; die Lamellen verlaufen quer in einem centralen Ovarialkanal: von den Barschen bei Perca fluviatilis und Lucioperca sandra, bei Cepola rubescens, Uranoscopus scaber, Gobius niger, Alosa finta, Clupea harengus; die Lamellen verlaufen quer in einem lateralen Kanal bei den Cyprinoiden, den Esoces, den Triglaarten und Atherina.

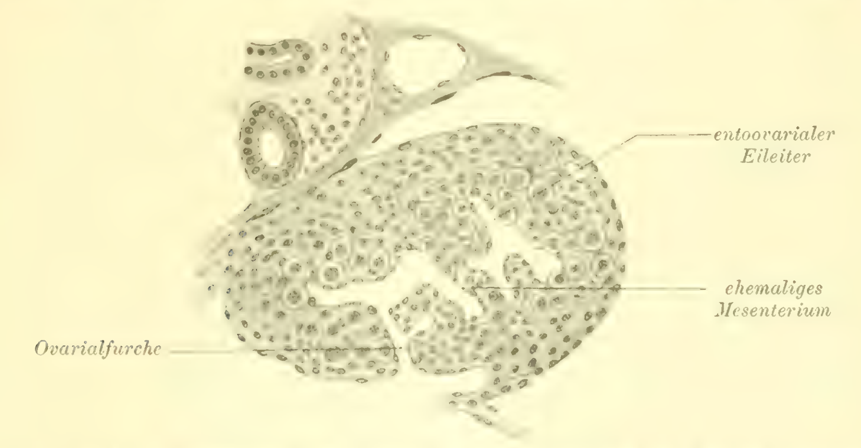


Fig. 411. Querschnitt des Eierstockes eines Embryos von Zoarces viviparus von 31 mm Länge, nach JUNGERSEN (1889). — Der entoovariale Eileiter ist auf der rechten Seite geschlossen, auf der linken besteht noch eine Ovarialfurche. Das ehemalige Mesenterium ist noch zu erkennen, aber mit in die Bildung der Eierstockswände einbezogen.

Bei sehr vielen erwachsenen Weibchen findet sich nur ein Eierstock; dieser unpaare Zustand kann auf doppeltem Wege erworben werden, es können einmal rechter und linker Eierstock miteinander zu einem Organ verschmelzen, zweitens kann der eine Eierstock zurückgebildet werden. Die Verschmelzung trifft in erster Linie diejenigen Eierstöcke, welche von der Radix mesenterii ihren Ausgangspunkt nehmen. Die Eierstöcke schieben von beiden Seiten ihr Zellmaterial in das Mesenterium ein und vereinigen sich innerhalb desselben derartig, daß die Herkunft der einzelnen Zellen nicht mehr sichergestellt werden kann (Fig. 411). Durch diese Vereinigung wird das Mesenterium dorsal in zwei Teile getrennt, der eine zwischen dorsaler Leibeswand und unpaarem Eierstock, der andere zwischen Eierstock und Darm; da kranial und kaudal vom Eierstock das übrige Mesenterium häufig ganz zurückgebildet wird, so imponiert das Mesenterium dann als ein Mesovarium, und aus diesem Irrtum entspringen die Angaben, daß manche Ovarien zwei

Aufhängebänder haben, ein dorsales und ein ventrales. Die Eierstöcke verschmelzen bei Blennius viviparus und Cobitis taenia (Rathke 1824), bei Zoarces viviparus, Ammodytes tobinanus, Gunnellus vulgaris, Cobitis barbatula, Acanthopsis taenia, Trachypterus iris, Balistes tomentosus, Fistularia serrata, Poecilia Schneideri, Ophidium barbatum und Vasalli, Perca fluviatilis (sämtlich nach Hyrtl 1850), bei Fierasfer (Emery 1880), bei Girardinus (Ihering 1883), bei Gambusia patruelis (Ryder 1885), bei Dentronotus gunellus (Mac Intosh and Prince 1887/89), bei Rhodeus amarus und Lebias calaritana (Jungersen 1889). Bei der Vereinigung der Eierstöcke kommt es gewöhnlich auch zur Vereinigung der entoovarialen und parovarialen Eileiter. Die Stelle, wo ehemals das Mesenterium die Kanäle trennte, markiert sich manchmal später dadurch, daß sie keine Eier trägt (Rhodeus amarus, Jungersen 1889).

Eine vollständige Rückbildung des einen Eierstockes soll nach Jungersen (1889) bei Atherina hepsetus eintreten.

Eine unvollständige Rückbildung des Eierstockes tritt bei Osmerus eperlanus (Brock 1878), Mormyrus oxyrhynchus (Hyrtl 1850) und Auxis vulgaris (Hyrtl 1850) ein, wenigstens haben diese Fische verschieden große Eierstöcke.

Bei Argentina silus haben jugendliche Tiere von 28 cm Länge jederseits zwei vollständig voneinander getrennte Abschnitte, die hintereinander liegen, an demselben Mesovarium hängen und von der gleichen Arterie versorgt werden; reife Weibchen haben jederseits nur ein Ovarium (Weber 1887), welches durch Verschmelzung der beiden Ovarien des jugendlichen Tieres entsteht. Durch dieses Verhalten werden vielleicht die Zustände bei Osmerus erklärt, wo das rechte Ovarium ganz hinten, das linke ganz vorn in der Bauchhöhle liegt; wenn wir annehmen, daß hier während der Entwickelung jederseits zwei Ovarien vorhanden waren und daß rechts nur das hintere und links nur das vordere erhalten bleibt, so hätten wir den durch Osmerus repräsentierten Zustand (Weber 1887).

Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zu Hoden.

Wir verließen die indifferente Keimdrüse auf dem Stadium der ausgebildeten Genitalfalte; das Innere derselben wurde eingenommen von einer gefäßführenden bindegewebigen Lamelle, welche nach außen von einem mehrschichtigen, nach innen von einem einschichtigen Epithel überzogen wurde; die äußere Schicht bestand aus Genitalzellen, untermischt mit gewöhnlichen Epithelzellen, aus ihr entsteht die gesamte Drüsensubstanz des Hodens. Entwickelungsgeschichtlich können wir zwei Typen unterscheiden, den acinösen Typus (Cyprinoidentypus, Brock 1878) und den radiären Typus (Jungersen 1889). Der acinöse Typus, welcher außer bei den Cyprinoiden noch bei Esox lucius, den Salmoniden, Clupeaceen und bei Gadus vorkommt (Jungersen 1889), entwickelt sich am einfachsten. Durch das in die Keimseite einwuchernde gefäßführende Bindegewebe wird die bis dahin geschlossene Epithelschicht an ihrer basalen Seite in einzelne Zellgruppen und Zellstränge zerlegt, jede Zellgruppe besteht aus zwei bis mehreren Genitalzellen, untermischt mit gewöhnlichen Cölomzellen. Die Genitalzellen teilen sich wiederholt und erzeugen auf diese Weise kugelförmige Zellhaufen, die Hodenfollikel oder Hodenacini (Jungersen 1889).

das bereits vorher vorhandene trennende Bindegewebe vermehrt sich gleichfalls, ganz besonders bei den Aalen (BROCK 1881), schichtet sich konzentrisch um ein oder mehrere Acini und trennt so die einzelnen Follikel oder Follikelgruppen vollständig voneinander (Fig. 412). Indem die Zellen der einzelnen Acini sich fortwährend vermehren, strecken sich die meisten derselben etwas in die Länge und erhalten

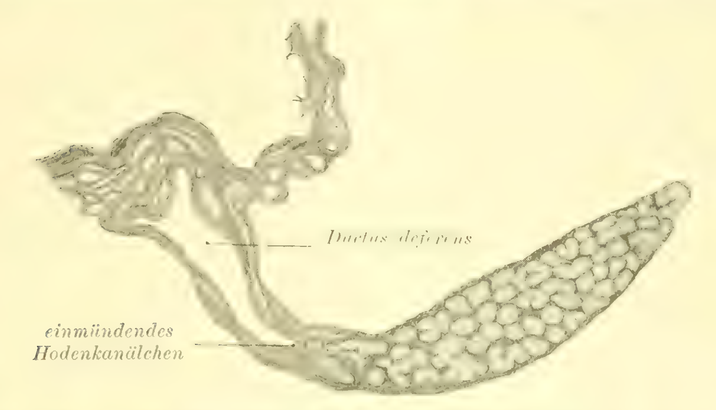


Fig. 412a. Querschnitt durch einen gut entwickelten Hoden von Anguilla, schwach vergrößert, nach BROCK (1881).

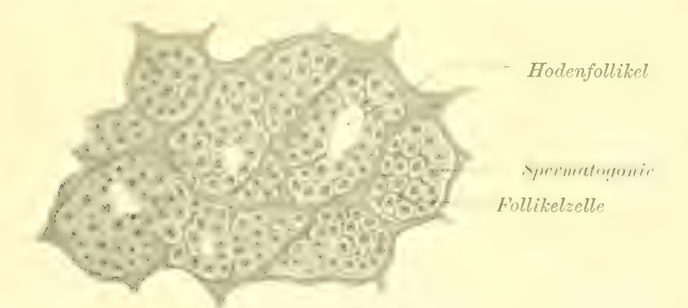


Fig. 412b. Teil des Querschnittes der Fig. 412a, stark vergrößert, nach BROCK (1881).

gleichzeitig eine enge centrale Lichtung (JUNGERSEN 1889). Jedes der auf diese Weise gebildeten Hodenkanälchen ist von einer mehrfachen Schicht von gleichgroßen rundlichen Zellen ausgekleidet, die wir bereits als Spermatogonien ansprechen dürfen (Fig. 412). Die Verbindung zwischen den einzelnen Hodenacini untereinander und mit dem meist auf der medialen Seite des Hodens erscheinenden Ductus deferens tritt gewöhnlich erst zur Zeit der Geschlechtsreife ein.

Die Verbindung zwischen den einzelnen hintereinander und nebeneinander gelegenen Acini kann so weit führen, daß wie bei den Lophobranchiern schließlich ein einziger Hohlraum entsteht, der dann als einfacher Zustand imponiert und zum Vergleich mit den entoovarialen und parovarialen Eileitern geführt hat, der aber seiner Entwickelung nach sicher nur ein sekundärer Zustand ist (Syngnathus typhle, JUNGERSEN 1889).

Der radiäre Typus bildet sich nach Jungersen (1889) dadurch aus, daß das Stroma der Genitalfalte sich mächtiger entwickelt, zwischen die Geschlechtszellen hineinwuchert und diese samt den sie umschließenden kleinen Cölomzellen von den Nachbarn trennt. Gleichzeitig scheinen sich die kleineren Zellen auf der inneren Seite der Geschlechtszellen, d. h. auf der Seite des späteren Ductus deferens, stärker zu vermehren, wodurch im Stroma solide Zellstreifen in radiärer Anordnung auftreten. Jeder dieser Streifen besteht aus kleinen Zellen und — besonders gegen die laterale Peripherie — aus einzelnen Genitalzellen. In etwas späteren Stadien sieht man diese Zellstreifen untereinander in Verbindung treten, so daß sie verästelte Systeme bilden, deren Inhalt teils aus Genitalzellen, teils aus kleineren Epithelzellen besteht. Die Genitalzellen werden zu Spermatogonien.

Die Umformung der Genitalfalte ist bei sämtlichen Männchen geringfügiger Natur und hängt mit der Entfaltung der Drüsensubstanz des Hodens zusammen. Die Hoden werden eckig, prismatisch oder hier und da lappenförmig (Jungersen 1889) und stellen in ihrer Form meist einen treuen Abguß des dreieckigen Raumes dar, welcher zwischen Schwimmblase, Rippe und Wirbelsäule sich durch Auseinanderdrängen derselben erzeugen läßt (Brock 1878). Die Lappung entsteht, weil die äußere Hülle im Wachstum gegenüber dem Inhalt an einzelnen Stellen zurückbleibt.

Reduktionserscheinungen am Hoden.

Wie am Eierstock kommen Rückbildungen des Hodens der einen Seite vor. Teilweise verkümmern die rechten Hoden von Gasterosteus aculeatus und in noch höherem Grade der von Osmerus eperlanus (Rathke 1824), dagegen ist bei Muraena helena der rechte Hoden bedeutend länger als der linke (Brock 1881); ganz verschwindet der rechte Hoden von Mormyrus (Hyrtl 1850). Alle übrigen Angaben von unpaaren Hoden sind auf eine nicht erkannte Verschmelzung der paarigen Hoden zurückzuführen.

Bei zwei Vertretern der Muränoiden, Conger und Myrus, konnte Brock (1881) bei Exemplaren, die sich durch das Vorhandensein eines Ductus deferens als Männchen erwiesen, schon auf dem Stadium der indifferenten Geschlechtsdrüse einen massenhaften Abort von Geschlechtszellen nachweisen, so daß in der kranialen Hälfte junger Hoden sämtliche Geschlechtszellen verschwinden und dieser ganze Hodenteil nur noch aus einem strukturlosen Fachwerk, dem zurückbleibenden Stromagerüst, besteht.

Verschmelzung der Hoden.

Verschmelzung der beiden Hoden ist nicht selten. Sie kann Teile des Hodens oder den ganzen Hoden betreffen; ganz verschmelzen die Hoden von Blennius viviparus und Ammodytes Tobianus (Brock 1878).

Hermaphroditismus.

Der Hermaphroditismus ist unter den Teleostiern weit verbreitet: nicht nur, daß gelegentlich bei Salmo fario (Steward 1891), Clupea harengus (Vogt 1882), Gadus morrhua (Weber 1887, Howes 1891) Zwitter vorkommen, gehört bei den Serraniden und Spariden (Dufossé 1856, Brock 1878/81, Mac Leod 1881) der Hermaphroditismus zur

Regel, der Geschlechtsdimorphismus zur Ausnahme. Ueber die Entwickelung der Serraniden und Spariden ist leider nichts bekannt, dagegen kann ich die auffallende Thatsache verzeichnen, daß alle von mir untersuchten jungen Männchen von Salmo salar in dem vorderen Abschnitt ihrer Genitaldrüse vollständig ausgebildete Eier zeigen. Auf der Grenze zwischen weiblichem und männlichem Drüsenabschnitt kommen sogar Eier zwischen den einzelnen Hodenacini vor.

Auffassung der Genitalorgane der Teleostier.

1. Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen der Eierstöcke.

Der Eierstock der erwachsenen Teleostier tritt unter drei verschiedenen Formen auf. Erstens als einfache Falte des dorsalen Cölomepithels, zweitens als eine Röhre mit centraler und drittens als eine Röhre mit lateralwärts verlagerter Richtung. Es fragt sich, ob alle drei Formen voneinander abgeleitet werden können, und wenn das der Fall ist, welche der drei Formen die Grundform ist, von der die beiden anderen ableitbar wären.

VOGT und PAPPENHEIM (1859), die sich als die ersten mit theoretischen Erörterungen über das Ovarium der Teleostier beschäftigen, fassen das Ovarium von Cyprinus carpio als an der Innenseite des Eileiters entwickelt auf; nach ihnen müßte also die bandförmige Form des Ovariums ein rückgebildeter sekundärer Zustand sein.

Die erste ausführliche Hypothese über den Teleostiereierstock findet sich in WALDEYER's Arbeit „Eierstock und Ei“ (1870). WALDEYER geht von dem Gedanken aus, daß bei der Entwickelung der Genitalorgane der Teleostier die Hauptzüge wiederkehren müßten, welche bei der Entwickelung der Genitalorgane der höheren Vertebraten festgestellt sind, und sucht infolgedessen nach den Homologa für Eierstock und Eileiter. Das Homologon des Eileiters findet er im ovarialen Eileiter (er kennt noch nicht den Unterschied zwischen entoovarialem und parovarialem Eileiter), das des Eierstockes in der Summe von Ovariallamellen im Innern desselben. Da dieser Vergleich den Eierstock in die Tube versetzt, kommt er folgerichtig zu der weiteren Hypothese, daß die Tube den ursprünglich frei liegenden Eierstock umwachse und in ihren Bauchhöhlentrichter aufnähme; er verweist, um diese Annahme zu rechtfertigen, auf die Verhältnisse bei solchen Säugetieren wie Macropus und Phascolomys, bei denen das Ovarium im Pavillon der Tube liege, bei dem letzteren sogar mit diesem in einer Peritonealkapsel eingeschlossen; er findet diesen Befund besonders bei den Eierstöcken von Scorpaena scropha und Lepadogaster biciliatus verwendbar, bei denen sich die eiertragende Fläche nur auf eine mit sekundären Lamellen besetzte Ovariallamelle beschränke. Die Genitalorgane der Salmoniden, Muränoiden u. s. w. erklärt er folgerichtig für rückgebildet, weil ihnen der Eileiter fehle. Der WALDEYERschen Ansicht schließen sich später an GEGENBAUR (1878) und NUSSBAUM (1880). Wenn auch zugegeben werden muß, daß durch die WALDEYER'sche Hypothese noch die Formen mit excentrischer Eierstockslichtung erklärbar sind, so wachsen sofort die Schwierigkeiten, wenn sie auf die Formen mit centralem ovarialen Eileiter angewendet wird. BROCK (1881) sagt ganz richtig, man müßte, um die Deutung WALDEYER's zu retten, geradezu annehmen, daß ein Teil des Epithels des MÜLLERschen Ganges sich nachträglich zum Keimepithel umbilde. Noch mehr wachsen die Schwierigkeiten, wenn die Hypothese auf die Verhältnisse bei hermaphroditischen Fischen angewendet wird, bei denen Hoden- und Eierstocksgewebe den gleichen Ovarialraum begrenzen, hier müßte der MÜLLER'sche Gang auch den Hoden umwachsen, sein Epithel sich zu Hodengewebe umgewandelt und schließlich in seiner Wand den Ductus deferens entwickelt haben (BROCK 1881).

SEMPER (1875) geht bei seiner Hypothese von der Behauptung aus, daß bei den Knochenfischen an der Basis der Genitalfalte eine wimpernde Rinne vorkommen soll, und citiert LEYDIG (1857) zu Unrecht als Gewährsmann für dieselbe. Diese Genitalrinne soll sich zuerst in ihrem hinteren Teile zu einem direkt in den abdominalen Porus mündenden Kanal schließen, im vorderen Teile die eigentliche Genitaldrüse nur halb umspannen und auf diese Weise die Verhältnisse bei Salmoniden erzeugen; bei den übrigen Teleostiern schließe sich diese Genitalrinne auch im Ovarial- oder Hodenabschnitt, und es entstehe ein ringsum geschlossener, direkt von der Genitaldrüse entspringender Kanal, der ovariale Eileiter. Weiter vergleicht

Semper die Genitalrinne der Teleostier mit den Trichterplatten, wie sie aus den von ihren Nephrostomalkanälchen abgelösten Trichtermündungen der Selachier hervorgehen. Aus den Trichterplatten entsteht bei den Selachiern der Centralkanal des Hodens, und diesem wäre die Genitalrinne der Teleostier homolog zu setzen. Sie unterscheidet sich von dem Centralkanal der Selachier nur dadurch, daß sie sich durch die ganze Bauchhöhle erstreckt. Nach Semper's Hypothese wäre der einfache bandförmige Eierstock der primäre Zustand, aus dem sich die beiden anderen, welche Semper noch nicht voneinander trennt, entwickelt hätten. Gegen die Semper'sche Hypothese ist einzuwenden, daß bei keinem Teleostier, vor allem nicht bei den primitiveren Salmoniden und Muränoiden eine wimpernde Genitalrinne besteht, und zweitens, daß bei den Teleostiern die Urniere niemals Nephrostomalkanälchen bildet und deswegen weder Trichter noch Trichterplatten entwickeln kann.

Balfour (1878) ist anfangs der Meinung, daß die Ausführungsgänge durch Verwachsung der Tunica der Geschlechtsdrüse mit dem kurzen Gang eines Abdominalporus entstehen. Den Zustand ohne Ausführungsgang sieht er deswegen als die Verkürzung eines ehemals längeren Eierstockes an und kommt dadurch zu dem Schlusse, daß der Zustand, wie ihn Salmoniden und Muränoiden repräsentieren, ein sekundärer sei. Später (1881) hält er es durch den Vergleich mit den Verhältnissen bei Lepidosteus für sehr wahrscheinlich, daß sich die Eileiter von dem primären Harnleiter abspalten und deswegen dem Müller'schen Gang der Selachier homolog seien, obgleich er für seine Ansicht kein embryologisches Zeugnis vorlegen kann. Ueber die Beurteilung des Ovariums der Salmoniden und Muränoiden ist er zweifelhaft, er giebt zu, daß dasselbe möglicherweise einen ursprünglichen Zustand darstellt, ist aber immer noch geneigt, dasselbe als rückgebildet aufzufassen, worauf ihm vor allen Dingen das Vorhandensein von ableitenden Wegen bei den Männchen hindeutet. Die Koexistenz von Abdominalporen und Genitalgängen bei Mormyrus scheint ihm zu beweisen, daß seine ursprüngliche Ansicht über die Entwickelung der Genitalgänge durch Verwachsung der Eierstöcke mit Abdominalporen hinfällig sei.

Brock (1878) hält den durch Salmoniden und Muränoiden repräsentierten Zustand für den primitiven, den der übrigen Teleostier für den höheren, schließt sich aber sonst der Waldeyer'schen Hypothese an.

Mac Leod (1881), welcher als erster die Entwickelung des entoovarialen Eileiters richtig beobachtet hat, faßt das Salmonidenovarium für den primären Zustand auf, aus dem sich der entoovariale Eileiter durch Ausbildung und allmählichen Verschluß einer Rinne entwickelt habe. Von seinem Ovarialkanal aus läßt er die verschiedenen Formen des Teleostiereierstockes entstehen; behalten alle Zellen den Charakter als Genitalzellen, so entsteht der entoovariale Eileiter, ringsum von Ovarialgewebe umgeben, flache sich ein Teil der Zellen des entoovarialen Eileiters ab und verliere seinen Geschlechtszellencharakter, so entsteht der excentrisch gelegene ovariale Eileiter, der nur noch auf der einen Seite, und zwar regelmäßig der medialen, Eierstocksgewebe aufweist. Reduziere sich das Eierstocksgewebe noch mehr, so kämen schließlich Eierstöcke wie die von Scorpaena scropha und Lepadogaster biciliatus zu stande.

Brock giebt später (1881) den Waldeyer'schen Standpunkt auf und läßt den ovarialen Eileiter durch eine lateralwärts gerichtete Einrollung des bandförmigen Eierstockes entstehen. Verhalten sich an der Genitalfalte Keimepithel und gewöhnliches Epithel so, daß das erstere die ganze laterale, das letztere die ganze mediale Seite einnimmt, so entsteht ein central gelegener ovarialer Eileiter; geht das gewöhnliche Cölomepithel auch auf die laterale Seite über, d. h. beschränkt sich das Keimepithel auf einen schmalen Streifen der letzteren, so entsteht bei der Einrollung ein Kanal, der nur teilweise von Keimepithel ausgekleidet wird, das ist der excentrisch gelegene ovariale Eileiter.

Jungersen (1889) faßt seine Ansicht über den Eierstock der Teleostier in folgenden Sätzen zusammen: „Da die Geschlechtsdrüsen zuerst angelegt und ziemlich weit entwickelt werden, bevor Spuren von Ausführungsgängen auftreten, muß ein Zustand ohne dieselben als primitiv bezeichnet werden; im männlichen Geschlecht erhält sich dieser Zustand bei keinem bekannten Knochenfisch, sondern hier entsteht immer eine Verlängerung der Keimfalte, welche die Anlage des Samenleiters darstellt. Im weiblichen Geschlecht persistiert zuweilen das primitive Verhalten (Muränoiden), das Ovarium bewahrt dann im wesentlichen seine Bandform, die Eier fallen in die Bauchhöhle und werden durch einen Genitalporus hinter dem After entleert; bei den übrigen Knochenfischen werden im Peritoneum Verlängerungen der Genitalfalte angelegt, die sich zu Ausführungsgängen aushöhlen. Das Ovarium behält entweder seine Bandform (Argentina und Mallotus), oder wird in einen halb offenen Sack umgewandelt (die übrigen Salmoniden), oder wird endlich vollständig sackförmig geschlossen und verbindet sich mit den vorderen Mündungen der Ausführungsgänge (die meisten Teleostier).

Gestützt auf unsere heutigen Kenntnisse über die vergleichende Anatomie und die Entwickelungsgeschichte der Eierstöcke der Teleostier, kann es wohl kaum noch einem Zweifel unterliegen, daß der von den Salmoniden und Muränoiden und einigen anderen vertretene Typus des bandförmigen Eierstockes die ursprüngliche Form darstellt. Wir sehen nicht nur entwickelungsgeschichtlich aus diesem Typus den ovarialen Eileiter in seinen beiden Formen (entoovarialer und parovarialer) hervorgehen, sondern wir können auch vergleichend-anatomisch einen Uebergang beider Typen ineinander nachweisen, indem die Bandform der Salmoniden streckenweise in eine Sackform übergehen kann, sowohl durch stellenweise Ausbildung eines entoovarialen als eines parovarialen Eileiters. Aus dem Typus des Eierstockes mit parovarialem Eileiter scheint nur ein Eierstock mit excentrischer Lichtung hervorgehen zu können, während sich aus dem Eierstock mit entoovarialen Eileiter ein Eierstock sowohl mit centraler als excentrischer Lichtung entwickeln mag; man darf deshalb die Form des erwachsenen Eierstockes nicht zur Beurteilung seines Entwickelungstypus verwenden. Eine Rückbildung kann der Eierstock in seinem bandförmigen Typus nur insofern zeigen, als der Eierstock nicht mehr in seiner ursprünglich anzunehmenden Länge erhalten bleibt.

Ehe wir die Frage nach der ursprünglichen Längenausdehnung erörtern, haben wir zuvor die Frage nach der Bedeutung des sogen. Eileiters zu entscheiden. Die Versuche, den Eileiter der Teleostier doch irgendwie mit dem Eileiter der höheren Wirbeltiere zu homologisieren, sind alt. Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß bereits WALDEYER (1870), SEMPER (1876), BALFOUR (1881) den Versuch dieser Ableitung unternommen, dabei aber nicht genügendes, zum Teil sogar falsches Thatsachenmaterial verwendet haben. Wir haben bei der Deutung des Eileiters drei Abschnitte zu unterscheiden, den vorderen größten Abschnitt, den ovarialen Eileiter, der sicher aus der Genitalfalte hervorgeht und der bei so und so viel Eierstöcken scheinbar zu fehlen scheint, den mittleren Abschnitt, den freien Eileiter, welcher gleichfalls der Genitalfalte entstammt, und endlich den distalen Abschnitt, welcher vielleicht durch Angliederung eines Teiles der Leibeshöhle (mittlerer Canalis abdominalis, s. ableitende Wege der Teleostier) entsteht. Schon RATHKE (1833/36) bezeichnet den mittleren Abschnitt des Eileiters als eine einfache Fortsetzung des sich von vorn nach hinten entwickelnden Eierstockes und verneint seine morphologische Gleichwertigkeit mit dem Eileiter und Samenleiter der höheren Wirbeltiere. Ebenso scheint aus der Darstellung von MILNE EDWARDS (1863) hervorzugehen, daß der mittlere Abschnitt des Eileiters sich in gleicher Weise entwickelt wie der ovariale Eileiter. BROCK (1881) ist der erste, der in scharfer Form ausspricht, daß die Entwickelung jeden Unterschied zwischen Eierstock (resp. ovarialem Eileiter) und freiem Eileiter beseitigt hat, und daß der Eierstock in seinem hinteren Abschnitt sich durch Ausbleiben resp. Abort der Genitalzellen zu seinem eigenen Ausführungsgang entwickelt. Der BROCK'schen Auffassung schließen sich an HUXLEY (1883), WEBER (1887), JUNGERSEN (1889). Nach unseren heutigen Kenntnissen müssen wir uns ganz auf die Seite BROCK's stellen, und zwar aus folgenden Gründen: Erstens hat die Entwickelungsgeschichte nachgewiesen, daß zwischen der Entwickelung des ovarialen und der des freien Eileiters, sowohl was Wand als auch was Lichtung anbetrifft, nur quantitative, keine qualitativen

Unterschiede bestehen; zweitens zeigt ein Vergleich des histologischen Aufbaues beider den allmählichen Uebergang des einen Abschnittes in den anderen; drittens haben wir in den Vertretern der gleichen Familie verschieden lange Eierstöcke, so daß in den entsprechenden Segmenten bei dem einen ovarialer, bei dem anderen freier Eileiter liegt; endlich haben wir viertens Teleostier kennen gelernt (Zoarces, Cyclopterus lumpus), bei denen der erste Abschnitt des Eileiters fehlt und der Eierstock bis an den Porus genitalis heranreicht. Wir müssen aus all diesen übereinstimmenden und einander ergänzenden Thatsachen schließen, daß der freie Abschnitt des Eileiters nichts anderes ist als ein rückgebildeter resp. nicht zur vollen Ausbildung gelangender Abschnitt des Eierstockes, d. h. ein ovarialer Eileiter.

Ganz anders verhält es sich mit dem distalen Abschnitt des Eileiters. Von ihm lehrt uns zunächst die vergleichende Anatomie, daß er Selbständigkeit besitzt, d. h. daß er zur Ausbildung gelangt, auch wenn das mittlere Stück des Eileiters fehlt. Die Ontogenie dieses Stückes ist noch nicht einwandsfrei in allen ihren Etappen dargestellt, doch zeigt sie bereits die Möglichkeit, diesen kaudalen Abschnitt als etwas qualitativ von dem kranialen Abschnitt Verschiedenes aufzufassen; er scheint aus einer Angliederung eines Leibeshöhlenabschnittes an den kranialen Abschnitt hervorzugehen (siehe Abschnitt: eiabführende Wege der Teleostier).

Was die Homologisierungsversuche des Eileiters mit dem Müller'schen Gang anbetrifft, so haben wir bereits die Versuche Waldeyer's, Balfour's und Semper's erwähnt, diesen Vergleich als berechtigt hinzustellen. Auch Jungersen (1889) und G. Schneider (1895) sind nicht abgeneigt, eine solche Ableitung für möglich zu halten. Wenn wir den mittleren Abschnitt des Eileiters für ein reduziertes Stück des Eierstockes halten, so fällt für uns jede Möglichkeit dahin, diesen Abschnitt mit dem Müller'schen Gang zu vergleichen. Wir müssen deshalb sagen, daß der ovariale Eileiter der Teleostier eine Bildung sui generis ist. Die einzige Möglichkeit einer Homologie mit dem Müller'schen Gang besteht nur für den distalen Eileiterabschnitt; solange dessen Entwickelung nicht über alle Zweifel sichergestellt ist, stehen aber alle Hypothesen über ihn mehr oder weniger in der Luft. Hinzufügen will ich noch, daß unsere heutigen Kenntnisse gegen eine solche Homologie sprechen.

Ueber die Ausdehnung des Eierstockes können wir mit wenigen Worten hinweggehen. Der Eierstock hat sich ursprünglich sicher über den größten Teil der Leibeshöhle erstreckt, die vordere Grenze wird durch die Vorniere, resp. ihren Glomerulus, die hintere von dem After gebildet. Nehmen wir diese Grenzen für die ursprüngliche Ausdehnung, wie sie vergleichend-anatomische Betrachtung und ontogenetische Untersuchung festgesetzt haben, so sind die meisten Eierstöcke mehr oder minder zurückgebildet. Von dieser Erwägung ausgehend, müssen wir auch die bandförmigen Eierstöcke der Salmoniden und Muränoiden als zurückgebildet betrachten. Diese Rückbildung wird thatsächlich dadurch erwiesen, daß sich die Genitalzellen bei ihrem ersten Auftreten über eine größere Rumpfstrecke ausbreiten, als sie später einnehmen.

2. Homologie zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen.

Die Homologisierungsversuche zwischen männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen stoßen auf erhebliche Schwierigkeiten, Schwierig-

keiten, welche auch heute noch nicht so weit gehoben sind, daß ein abschließendes Urteil möglich ist. Daß Hoden und Eierstock selbst einander homolog sind, ist selbstverständlich. Wem aber entspricht der Ductus deferens? Wir können auch an diesem zwei Teile unterscheiden, einen Abschnitt entlang dem Hoden selbst, den testiculären Teil, und die Fortsetzung desselben bis zur Kloake, den extratesticulären Teil, beide Teile entstehen aus einer Umlagerung des Epithels der Genitalfalte resp. der Genitalleiste. Die Entwickelung würde also einer Homologie nicht im Wege stehen, und wir könnten, wie das die meisten Autoren auch thatsächlich thun, den Ductus deferens als Homologon des ovarialen Eileiters auffassen. Die Berechtigung, ontogenetische Befunde so zu verwerten, ist nicht zu bestreiten, und ich hätte gegen die Bezeichnung G. SCHNEIDER's (1895), welche den Ductus deferens nach Analogie der Wortbildung „Ovarialkanal" Hodenkanal nennt, nichts einzuwenden, wenn nicht die Verhältnisse bei hermaphroditischen Fischen wären, bei ihnen wird neben dem ovarialen Eileiter, an dessen Wandbildung sich der Hoden beteiligt, ein besonderer Ductus deferens entwickelt, der sich, was Lage und histologischen Aufbau anbetrifft, wie die übrigen Ductus verhält. Kommen aber Ductus deferens und ovarialer Eileiter nebeneinander vor, dann können sie nicht homologe Bildungen sein. Auch hier gilt es, mit der Entscheidung so lange zurückzuhalten, bis ein genügendes Thatsachenmaterial vorliegt. Ich werde bei den Theorieen über die Ableitungen der Genitalverbindung auf eine zweite Hypothese über die Entstehung des Ductus deferens zurückkommen (s. Schlußkapitel).

Daß bei den Lophobranchiern im Hoden ein weiterer Kanal vorkommt, der förmlich zu einem Vergleich mit einem ovarialen Eileiter auffordert, habe ich bereits oben erwähnt und auch bereits dort hinzugefügt, daß dieser Hodenkanal — wenigstens bei Syngnathus typhle (JUNGERSEN 1889) — auf ganz anderem Wege, nämlich durch Zusammenschluß sämtlicher Hodenacini, zu stande kommt, also nichts mit einem Ovarialkanal zu thun haben kann.

5. Geschlechtsdrüsen der Selachier.

Die Genitalzellen der Selachier zeichnen sich vor den somatischen Zellen durch Größe und irreguläre Form aus (Fig. 413); nur bei Mustelus (SEMPER 1875) sind sie weder durch ihre Gestalt, noch ihre Dimensionen von den gewöhnlichen Cölomzellen zu trennen. Ihre Größe schwankt zwischen 0,16 und 0,36 mm, die Größe des Kernes zwischen 0,12 und 0,16 mm (BALFOUR 1878); dabei korrespondieren Größe des Zellleibes und Kerngröße nicht immer miteinander. Weiter sind die Genitalzellen ausgezeichnet durch eine charakteristische dichtere Anhäufung des Protoplasmas rund um den Kern und durch einen reichen Gehalt von Dotterblättchen; letztere schwinden allerdings mit zunehmendem Alter des Embryos. Endlich soll in den jüngsten Stadien (BEARD 1904) der Kern sehr häufig in der Zwillingsform auftreten, doch ist dieses Merkmal nicht bloß den Genitalzellen, sondern sämtlichen Zellen eigen, welche sich in ihrer Entstehung auf nicht weiter differenzierte Furchungszellen zurückführen lassen.

Ihrer Entwickelung nach müssen wir die Genitalzellen in zwei Gruppen trennen. Die Zugehörigen der einen Gruppe sind durch

Umwandlung gewöhnlicher Cölomzellen, die Zugehörigen der anderen durch Einwandern von aus der Furchung zurückgebliebener Zellen entstanden. Die Umwandlung von Cölomzellen in Genitalzellen halte ich auch bei den Selachiern immer noch für einwandsfrei festgestellt (LUDWIG 1874, SEMPER 1875, BALFOUR 1878), namentlich was die neu entstehenden Genitalzellen im ausgewachenen Embryo und im

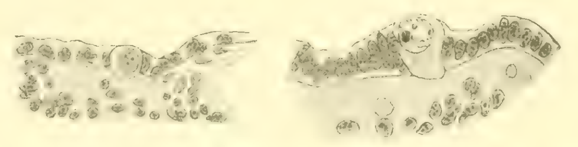


Fig. 413. Genitalzelle eines Acanthias vulgaris, nach A. H. SCHMIDT (1898) aus KORSCHELT und HEIDER (1902).

jungen Tiere zwischen zwei Brunstperioden anbetrifft: der Ort des Umwandlungsprozesses entspricht der Stelle der späteren Genitalfalte. Andererseits geht aus den Untersuchungen von SCHMIDT (1898), BEARD (1900 und 1904), WOODS (1902) [Raja batis, Scyllium canicula, Pristiurus, Acanthias, Torpedo) hervor, daß ein Teil der Genitalzellen, vielleicht von außerembryonalen Teilen her, in den Embryo einwandert und sich schließlich zwischen die Cölomzellen einschiebt. Schon BALFOUR (1878) hat an die Möglichkeit einer solchen Wanderung gedacht. Er wurde auf diesen Gedanken geführt einerseits durch die Ueberladung der Genitalzellen mit Dotterelementen, die auf eine besondere Abstammung hindeutet, anderseits durch die Zahl der Uebergangsformen zwischen Cölomzellen und Genitalzellen, welche nicht in der Häufigkeit nachzuweisen sind, wie sie die rasch anwachsende Zahl der Genitalzellen fordere. Ebenso kam SCHMIDT durch das Fehlen von Uebergangsformen zwischen Cölomzellen und Genitalzellen und dem extraregionären Vorkommen der letzteren auf den Gedanken, daß die Genitalzellen fremde Elemente sind, welche in die Genitalregion einwandern. Den eigentlichen Nachweis der Wanderung verdanken wir aber den Arbeiten von BEARD und WOODS. Die Genitalzellen sind nach BEARD Abkömmlinge der Furchungszellen, sie wandern von dem Dottersack zwischen Entoderm und Splanchnopleura in die Höhe und gelangen von da aus in den Embryo. Ueber die verschiedenen Etappen der Wanderung orientiert am besten eine Tabelle, welche WOODS nach Untersuchungen an Acanthias zusammengestellt hat:

Tabelle über Zahl und Vorkommen der Genitalzellen bei verschieden alten Acanthiasembryonen (nach WOODS 1902).

Länge des Embryos	Zahl sämtlicher Eier	Eier im unsegm. Mesoderm oder ventral zum Mesenterium	Eier im Mesenterium	Eier in der Genitalregion
2,75	98	98	0	0
3,5	230	230	0	0
4,5	237	216	0	21
5	128	110	0	18
6	256	222	0	34
8	296	154	73	69
11,5	408	78	137	193
15	346	41	29	276
18	240	17	14	209
19	272	11	19	242
28	473	4	0	469
34	710	0	0	710

Man ersieht aus dieser Tabelle, daß die ersten Genitalzellen im unsegmentierten Mesoderm und ventral vom späteren Mesenterium auftreten, während sie im Mesenterium selbst und in der Genitalregion vollständig fehlen; man ersieht ferner, daß die Genitalzellen sich allmählich in die Genitalregion vorschieben. Die in immer größerer Anzahl in der Genitalregion erscheinenden Genitalzellen können nicht durch Umwandlung von Cölomzellen entstanden sein, denn diesen fehlt bereits der für die jugendlichen Genitalzellen charakteristische Dottergehalt. Wichtig ist noch, hervorzuheben, daß in den wandernden Genitalzellen keine Kernteilungsfiguren nachzuweisen sind, daß also ihre Vermehrung nur durch Nachschub erfolgen kann. Sind alle Genitalzellen in der Genitalregion vereinigt, was natürlich in den verschiedenen Arten zu verschiedenen Zeiten eintritt, setzt die Vermehrung des vorhandenen Materials durch Kernteilung ein. Wir hätten also bei den Selachiern die Genitalzellen aus drei Quellen herzuleiten: erstens durch Einwanderung von außen, zweitens durch Umwandlung des Cölomepithels, und drittens durch Teilung der auf den beiden ersten Wegen gebildeten Genitalzellen.

In der Genitalregion erscheinen die ersten Genitalzellen bei Scyllium zwischen dem Stadium J und K (BALFOUR 1878[1]), bei Pristiurusembryonen mit 18 Ursegmentpaaren, vielleicht sogar noch früher (RABL 1896), bei Acanthiasembryonen von 1,9 cm Länge (SEMPER 1875); immer treten sie auf, lange bevor irgend ein anderes Merkmal des Genitalsystems vorhanden ist. Die Zeugungsfähigkeit für Genitalzellen bleibt sehr lange, ja, wie es scheint, bis in das späteste Lebensalter bestehen.

Die Ausdehnung der Genitalzellen in longitudinaler Richtung schwankt vom kaudalen Pol der Vorniere bis fast zum After, in transversaler Richtung ist sie anfangs eine größere, solange wir im Stadium der wandernden Genitalzellen Erhebungen anstellen, später wird sie kleiner, je mehr die Genitalzellen sich an der typischen Stelle sammeln. Aus der unten folgenden Tabelle nach RABL (1896) geht hervor, daß die Genitalregion bei Pristiurus sofort ihre volle longitudinale Ausdehnung erreicht und dann mit zunehmender Ausbildung des Embryos allmählich reduziert wird; es ist also auch bei den Selachiern die Genitalregion in der Anlage größer als im ausgebildeten Zustande.

Genitalfalte.

Die Genitalfalten sind zwei jederseits neben dem Mesenterium verlaufende Längsfalten, welche aus einem mesenchymatischen Kern und einem Epithelbelag bestehen; die Genitalzellen liegen lediglich im Epithelbelag, den sie an der betreffenden Stelle etwas verdicken. Der Epithelüberzug wird meist sehr schnell cylindrisch und geht ohne Grenze in das erhöhte Epithel des Nephrostoms über. Bei Torpedo bildet sich keine Genitalfalte, wohl aber ein flacher Wulst aus, der dieselbe Lagebeziehung zu den Urnierentrichtern und dem Mesenterium besitzt wie die Genitalfalte der anderen Selachier. Die Genitalfalte tritt auf: bei Pristiurusembryonen mit 83 Ursegmentpaaren (RABL 1896), bei Acanthiasembryonen von 1,9–2,7 cm Länge (SEMPER 1875) und bei Mustelusembryonen von 2–3 cm Länge (SEMPER 1875). In ihrer ersten Anlage sitzt die Genitalfalte gewöhnlich unmittelbar an der Radix mesenterii und wird erst durch deren allmähliche Verbreiterung

Länge der Genitalregion und der Genitalfalte bei verschieden alten Pristiurusembryonen (Rabl 1896).

Alter des Embryos	Genitalzellenregion vorderes Ende	Genitalzellenregion hinteres Ende	Genitalfalte vorderes Ende	Genitalfalte hinteres Ende
Ursegmente				
26–27	einige Segmente hinter der Vorniere	27. Segment	—	—
33	dgl.	33.? ,,	—	—
52	13./14. Segment	25. ,,	—	—
55	13. ,,	26. ,,	—	—
65	15./16. ,,	31. ,,	—	—
78	13. ,,	28. ,,	—	
83	11. ,,	28. ,,	13./14. Segment	23. Segment
87	10. ,,	28. ,,	—	—
94	11. ,,	28. ,,	15. ,,	22. ,,
ca. 100	12. ,,	27. ,,	14./15. ,,	22. 23. ,,
17 mm ♂		—	18. ,,	30. ,,
19 ,, ♀	11. ,,	24./25. ,,	11. ,,	29./30. ,,
22.5 ,, ♂	rechts 16. ,, links 17. ,,	29. ,,	rechts 12. ,, links 13. ,,	31. ,,
25,3 ,, ♂	15. ,,	30. 31. ,,	11. ,,	30. 31. ,,
27 ,, ♀	–	—	rechts 10. ,, links 11. ,,	28./29. ,,
30 ,, ♀	14. ,,	24. ,,	10. ,,	28./29. ,,
31 ,, ♀	12. ,,	24. ,,	10. ,,	27. ,,

lateralwärts verschoben, so daß sie schließlich halbwegs zwischen Mesenterium und Linie der Nephrostome zu liegen kommt (Fig. 414). Das Wachstum der Genitalfalte ist ein allmähliches: wie aus nebenstehender Tabelle nach Rabl hervorgeht, entsteht sie entsprechend der



Fig. 414. Querschnitt durch das 16. Urnierenkanälchen eines männlichen Pristiurus-Embryos von ca. 17 mm Länge, nach Rabl (1896). Vergr. 140 : 1. — Die Genitalfalte hängt zwischen dem Nephrostom des Urnierenkanälchens und der Radix mesenterii, sie trägt nur auf ihrer lateralen Seite ein Keimepithel.

Mitte der Genitalregion und schiebt sich von da aus allmählich kranial- und kaudalwärts vor. Da die Genitalfalte sich schließlich nach beiden Richtungen weiter als die Genitalregion erstreckt, so können wir bei ihr die drei Abschnitte, progonaler, gonaler und epi-

gonaler, unterscheiden; der progonale Abschnitt fällt seiner Kürze wegen kaum in Betracht, dagegen kann der epigonale Abschnitt eine bedeutende Länge erreichen, bei Acanthiasembryonen z. B. die Hälfte der Länge der Genitalfalte (Semper 1875), und sich bei manchen Selachiern zu einem eigenen Organ, dem epigonalen Organ (Semper 1875), entwickeln (s. später p. 682). Der gonale Abschnitt erreicht, weil in ihm sich die Keimdrüse anlegt, eine größere Ausbildung; in ihm grenzt sich allmählich eine besondere Keimzone ab, welche allein die Bildung der Genitalzellen besorgt. In der ersten Zeit der Entwickelung findet sich die Keimzone auf beiden Seiten der Genitalfalte (Pristiurus [Rabl 1896], Mustelus [Semper 1875], Acanthias [Semper 1875], Squatina [Semper 1875]), doch sind die Genitalzellen von Anbeginn auf der lateralen stärker gehäuft und verschwinden später aus der medialen Seite, ob durch Zugrundegehen, ob durch Uebergang in gewöhnliche Cölomzellen, ob durch Auswanderung, ist nicht zu entscheiden. Die laterale Seite wird also in größerer oder geringerer Audehnung zur Keimzone (Fig. 415), nur bei Scymnus lichia beschränkt sich die Keimzone auf die freie Kante der Genitalfalte und die an sie angrenzenden Abschnitte beider Seiten, später sogar nur auf die mediale Seite (Semper 1875).

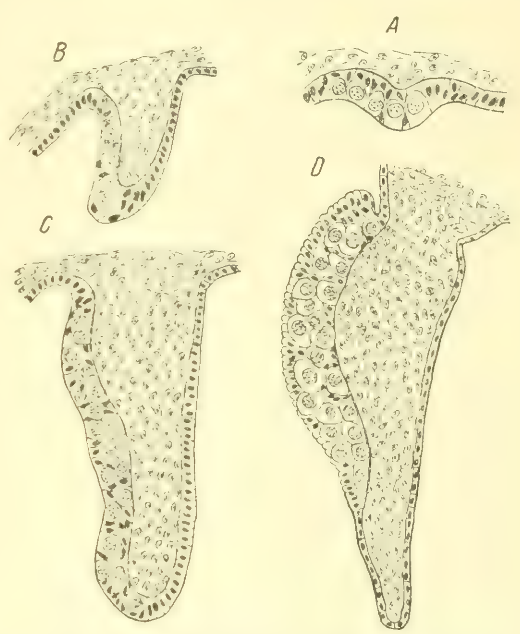


Fig. 415. Querschnitte durch die sich entwickelnde Genitalfalte eines Embryos von Acanthias vulgaris (A—C) und Scyllium canicula (D) nach Semper und Balfour, aus Korschelt und Heider (1902). — Das Keimepithel, die Keimzone bildend, sitzt auf der lateralen Seite und grenzt sich bei Scyllium canicula scharf gegen das übrige Epithel der Genitalfalte ab.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Keimzone verflacht das Epithel an den übrigen Abschnitten der Genitalfalte, außerdem grenzt sich bei den meisten Selachiern die Keimzone ringsum durch eine Furche oder eine kurze Falte von der übrigen Fläche der Genitalfalte ab (Fig. 415 D), nur bei einzelnen Rochen geht sie überall ohne Absatz in die Umgebung über (Semper 1875). Infolge der Ausbildung der Keimzone und infolge des Wachstums derselben vergrößert sich der gonale Abschnitt der Genitalfalte sehr stark. Semper (1875) giebt Zahlen für Acanthias und Mustelus (s. umstehend).

Jede Genitalfalte besteht aus einem Stroma, welches zur Zeit der indifferenten Keimdrüse ein sehr zellenreiches embryonales Bindegewebe darstellt, und dem Keimepithel. Das Keimepithel wiederum ist zusammengesetzt aus unregelmäßig gelagerten gewöhnlichen cylindrischen

Acanthias:		Mustelus:	
Länge des Embryos	Höhe der Genitalfalte	Länge des Embryos	Höhe der Genitalfalte
2,7 cm	0,15 mm	2,3 cm	0,12 mm
3,5 „	0,23—0,30 „	2,7 „	0,18 „
5,7 „ ♀	0,26—0,28 „	3,1 „	0,23 „
6 „ ♂	0,4 „	3,9 „	0,42 „

bis kubischen Cölomzellen, welche in mehrfacher Schicht übereinander liegen, und Genitalzellen, welche zwischen die einzelnen Cölomzellen eingeschoben sind, bald vereinzelt, bald zu mehreren vereinigt. Die Genitalzellen liegen sowohl an der Oberfläche als in den tiefen Schichten des Keimepithels. Durch den Druck der sich vergrößernden Genitalzellen kommt es an ihrer Peripherie zunächst zu einer hüllenartigen Anordnung der gewöhnlichen Cölomzellen. Durch Neubildung und durch Teilung sammeln sich die Genitalzellen schließlich in größeren Anhäufungen, deren Zellen nicht mehr durch gewöhnliche Cölomzellen voneinander abgetrennt werden, welche aber von letzteren eine gemeinsame Hülle erhalten; diese Anhäufung von Genitalzellen bezeichnet man am besten mit dem SEMPERschen Ausdruck Genitalzellennest. Die Nestentwickelung beginnt bei Acanthiasembryonen von 3,5—4 cm Länge (SEMPER 1875). Gegen das unterliegende Stroma grenzt sich das Keimepithel durch eine, gewöhnlich zu dieser Zeit gut ausgebildete Basalmembran ab. Die Genitalzellen liegen in der Mitte der Keimzone am stärksten gehäuft und nehmen von da an gegen die dorsale und ventrale und gegen die kraniale und kaudale Grenze ab, so daß man eine mehr centrale von einer mehr peripheren Zone unterscheiden kann. In der ganzen Keimzone findet eine ununterbrochene Neubildung von Genitalzellen und von gewöhnlichen Cölomzellen statt, infolgedessen verdickt sich das Keimepithel sehr stark. Bei einem Acanthiasembryo von 3,5 cm Länge beträgt sein senkrechter Durchmesser 0,03 mm, bei einem von 4,1 cm Länge 0,04 mm und bei einem Embryo von 6 cm, kurz vor der Geschlechtsdifferenzierung, 0,08 mm.

Die Geschlechtsdifferenzierung.

Die Dauer des indifferenten Stadiums ist sowohl bei den einzelnen Arten als bei beiden Geschlechtern eine ganz verschiedene; die weibliche Keimdrüse verharrt im allgemeinen viel länger im indifferenten Stadium als die männliche. Bei Acanthias (SEMPER 1875) erfolgt die Differenzierung bei 6—7 cm langen Embryonen, bei Mustelus (SEMPER 1875) beginnt sie weit früher, schon bei 4 cm langen Embryonen, bei Scyllium canicula (BALFOUR 1878[I]) tritt sie wiederum erst bei 7 cm langen Embryonen auf. Die Geschlechtsdifferenzierung ist in eine Differenzierung an der Drüse selbst und eine Differenzierung an anderen Organen zu trennen. Die Differenzierung an anderen Organen betrifft die Ausbildung eines Begattungsorganes an der Bauchflosse des Männchens, ferner die volle Ausbildung von Genitalschläuchen beim Männchen und ein rudimentäres Zurückbleiben derselben beim Weibchen (s. p. 231) und schließlich die volle Entwickelung des MÜLLERschen Ganges beim Weibchen, die rudimentäre Anlage desselben beim Männchen; alle drei Differenzierungen können ihre Entwickelung beginnen, ehe die Differenzierung der Keimdrüse selbst auftritt, so daß bei vielen Selachierembryonen das künftige Geschlecht

schon bestimmt werden kann zu einer Zeit, in der die Keimdrüse selbst noch vollständig indifferent ist. Die Differenzierung an der Keimdrüse besteht einmal in der Ausbildung von Eifollikeln und den sogen. Vorkeimketten des Hodens und zweitens in dem Zurückbleiben der linken Genitalfalte bei vielen Weibchen.

Entwickelung des Eierstockes.

Bei Beginn der Umbildung der indifferenten Keimdrüse zum Eierstock verdickt sich das Keimepithel noch weiter, wobei sich Genitalzellen und gewöhnliche Cölomzellen gleichmäßig vermehren und vergrößern. Während in der indifferenten Keimdrüse das Keimepithel mit gerader Kontur dem Stroma auflag, verläuft jetzt die Grenzlinie zwischen beiden wellig. Diese Veränderung beruht auf einer Vergrößerung der Genitalzellen der tiefen Schicht und somit auf einem aktiven, verschiedenen Wachstum des Keimepithels gegen die Unterlage. Dann aber tritt eine Einwucherung von Bindegewebe in das

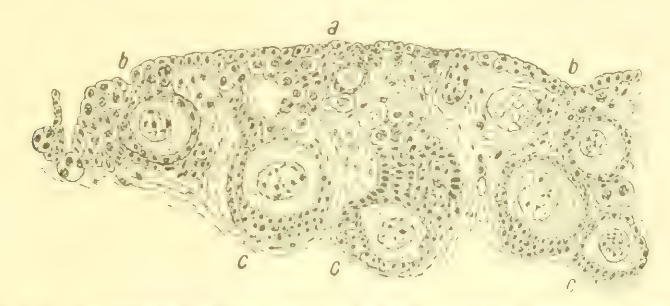


Fig. 416. Querschnitt vom Eierstock eines jungen Weibchens von Scyllium stellare, nach BALFOUR aus KORSCHELT und HEIDER (1902). — Einwachsende Bindegewebsstränge zerlegen das vorher einheitliche Keimepithel in Eistränge. In den tiefen Particen derselben hat die Bildung der Eifollikel begonnen.

Keimepithel ein und durch sie eine Zerlegung desselben in verschiedene Epithelstränge; in jedem Strang sind eine Anzahl von Genitalzellen enthalten (BALFOUR 1878, Fig. 416). Die Ausbildung dieser sogen. Eistränge beruht also nicht auf einem aktiven Wachstum des Keimepithels, sondern auf einem Eindringen von Bindegewebe, wie wir es ganz ähnlich bei den Teleostiern beschrieben haben; ebenso beruht die Verlängerung der Eistränge zwar zunächst auf der Vergrößerung seiner Elemente, aber niemals auf deren Proliferation, der Nachschub kommt stets durch eine weitere Verdickung des noch nicht in Stränge zerlegten Keimepithels und durch ein weiteres Vordringen des Bindegewebes gegen dasselbe zu stande. Das Endresultat dieses Prozesses ist ein dünnes, an einzelnen Stellen sogar einschichtiges Keimepithel (das sogen. Pseudoepithel BALFOUR's 1878[1]), an dessen basaler Seite eine ganze Reihe von Eisträngen ansetzen, die untereinander noch in Verbindung stehen. Die Ausbildung der Eistränge beginnt bei 23 cm langen Embryonen von Scymnus lichia, bei Acanthiasembryonen zwischen 8,5 und 19 cm Länge, bei Mustelusembryonen von 14—15 cm Länge.

In den tiefen Schichten des noch ungetrennten Keimepithels und in den Eisträngen beginnt die Umwandlung der Genitalzellen zu jungen Eiern. Sie tritt bei Acanthiasembryonen von 11—18 cm Länge ein.

bei Embryonen von Scymnus lichia von 23 cm Länge (SEMPER 1875), bei ausgeschlüpften Exemplaren von Scyllium canicula (BALFOUR 1878[I]), also ziemlich gleichzeitig mit der Ausbildung der Eistränge. Ueber die Umwandlung der Genitalzellen in junge Eier herrscht zwischen den beiden Autoren, auf deren Ergebnisse wir hauptsächlich angewiesen sind, zwischen SEMPER und BALFOUR, keine Uebereinstimmung. SEMPER läßt im Anschluß an LUDWIG (1874) die Eizelle aus einem Genitalzellennest hervorgehen, eine bevorzugte Zelle desselben entwickelt sich zur Eizelle, der Rest zu dem Follikelepithel derselben. BALFOUR (1878[I]) dagegen läßt die Grenzen der Genitalzellen eines Nestes allmählich verschwinden und so ein Syncytium hervorgehen, welches mehrere Kerne einschließt, von denen einer zum Kern der Eizelle wird, die übrigen zu Grunde gehen. Einer ähnlichen Schilderung der Eibildung begegnen wir zwar auch bei den Amphibien, doch wird nach meinen Erfahrungen die Ansicht SEMPER's, daß nur eine Genitalzelle bei der Bildung der Eizelle beteiligt ist, recht behalten. Auch BALFOUR (1878[II]) bestreitet nicht, daß Eier neben der Entwickelung aus einem Syncytium auch aus der direkten Umwandlung einer Genitalzelle hervorgehen können.

Bei der Ausbildung des Eies wird der Kern der Genitalzelle bläschenförmig und enthält ausnahmslos ein scharf konturiertes Kernkörperchen, dessen Auftreten für SEMPER geradezu als ein Charakteristikum der jungen Eizelle gilt.

Die Follikelzellen sind sicher Abkömmlinge der gewöhnlichen Cölomzellen, sie beginnen sich schon im Stadium der indifferenten

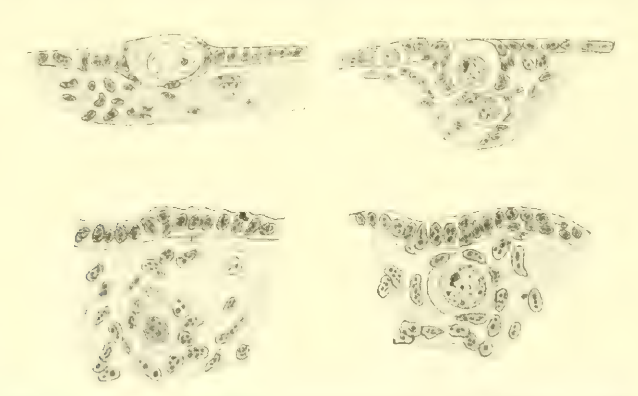


Fig. 417, nach A. H. SCHMIDT aus KORSCHELT und HEIDER (1902), frühzeitige Bildung von Follikelzellen um das junge Ei.

Keimdrüse hüllenartig um die einzelnen Genitalzellen oder Genitalzellennester zu legen und kommen mit diesen in die Eistränge hinein (Fig. 417). Wenn die Eistränge durch weiteres Eindringen von Bindegewebe in einzelne Stücke zerlegt werden, dann kommt jede Genitalzelle mit einem gewöhnlich vollkommenen Epithelüberzug isoliert in das Stroma zu liegen. Wir haben oben gesehen, daß SEMPER die Follikelzellen hervorgehen läßt durch Umwandlung sämtlicher Genitalzellen eines Nestes, die nicht zu Eiern werden. Ich kann nicht mit Bestimmtheit behaupten, daß SEMPER mit diesen Angaben vollständig im Unrecht ist, ich kann nur sagen, daß überall da, wo Follikelzellen

auftreten, sie stets herleitbar sind aus den gewöhnlichen Cölomzellen, und daß mir niemals Bilder vorgekommen sind, von der Umwandlung von Genitalzellen eines Genitalzellennestes in gewöhnliche Cölomzellen. Die Follikelzellen sind anfangs flach und in einfacher Schicht vorhanden, dann werden sie cylindrisch, und zwar zunächst auf der Seite, welche gegen das Stroma zu gelegen ist (Balfour 1878[II]).

Das Stroma der Genitalfalte zerfällt bei ausgewachsenen Embryonen in eine zellenärmere Außenzone und eine Innenzone mit dicht gedrängten polygonalen Zellen, beide Zonen enthalten Gefäße. Das Stroma eines halb erwachsenen Weibchens besteht teils aus faseriger, teils aus homogener Substanz, in die wenige Zellen eingestreut sind, unmittelbar unter dem Keimepithel sind dichtere Faserzüge parallel der Oberfläche angehäuft; bei dem voll ausgewachsenen Weibchen ist das Stroma dichter geworden und hat überall ein fibröses Aussehen (Balfour 1878), aus dem Stroma entwickelt sich die bindegewebige Theca des Eifollikels.

Endlich haben wir noch auf die Frage einzutreten, wie lange der Vorgang der Eifollikelbildung anhält. Aus den Beobachtungen Ludwig's (1874) geht hervor, daß sich bei erwachsenen Embryonen oder in jungen Tieren noch Genitalzellen im Keimepithel und in Bildung begriffene Follikel nachweisen lassen. Wahrscheinlich behält aber auch noch das erwachsene Weibchen die Fähigkeit, aus seinem Keimepithel Genitalzellen und aus diesen Eifollikel zu entwickeln.

Selbstverständlich wächst während der Umbildung der indifferenten Keimdrüse zum Eierstock auch die Genitalfalte mächtig. Semper (1875) giebt Zahlen für Acanthias. Ein Embryo von 6 cm Länge (unmittelbar vor der Geschlechtsdifferenzierung) hatte eine Genitalfaltenhöhe von 0,3 mm, einer von 8,5 cm Länge eine solche von 2,0 mm, einer von 19 cm Länge von 2,5 mm und endlich einer von 25 cm Länge eine Höhe der Genitalfalte von 4,0 mm. Die Form der ausgebildeten Eierstöcke ist eine wechselnde. Gewöhnlich ist die verdickte Keimregion vom Mesenterium scharf abgesetzt; die Keimregion kann auf dem Querschnitt oval oder dreieckig sein, die ovale Form wiegt aber bei weitem vor. Zur Zeit der Geschlechtsreife werden die Eierstöcke durch die enorme ungleiche Ausdehnung infolge des Wachstums einiger weniger Eier traubig. Die Keimzone der Genitalfalte wird bei Galeus canis (Semper 1875), Laemargus borealis (Turner 1873) von zahlreichen Falten durchsetzt, welche bald quer (Galeus), bald schief (Laemargus) verlaufen. Diese Falten bilden die Homologa der Ovarialfalten der Teleostier und sollen deshalb auch diesen Namen tragen.

Wir haben oben bei der Geschlechtsdifferenzierung angegeben, daß beim Weibchen die linke Genitalfalte nicht in gleicher Weise wie die rechte ausgebildet wird. Ursprünglich werden bei allen Embryonen zwei Genitalfalten entwickelt, das Zurückbleiben der linken Genitalfalte erfolgt bei den einzelnen Selachiern zu ganz verschiedenen Zeiten und deswegen bei ganz verschiedener Entwickelungsstufe des Eierstockes, so daß man bei sehr verschiedenen Vertretern entwickelungsgeschichtlich von zwei Eierstöcken reden kann. Auf sehr früher Entwickelungsstufe (immerhin bei bereits zu Eiern umgewandelten Genitalzellen) bleibt die linke Genitalfalte stehen bei Scyllium, Pristiurus, Carcharias, Galeus, Mustelus (Embryonen von 8,4 cm Länge) und Sphyrna (Semper 1875), ziemlich weit in der Ausbildung gelangt sie bei Acanthias und Raja (Semper 1875), zur vollen Entwickelung

gleich der der rechten Seite bei Hexanchus (SEMPER 1875) und Lämargus borealis (TURNER 1873). Der rudimentäre linke Eierstock bleibt aber zeitlebens erhalten, ebenso sein epigonaler Abschnitt, d. h. nur dann, wenn dieser auch auf der rechten Seite persistiert. Kommt es zur Ausbildung eines epigonalen Organs, dann wird dasselbe auf beiden Seiten vollkommen gleich angelegt, gleichgiltig, ob der linke Eierstock zurückgebildet wird oder nicht. Bei vielen Genitalfalten tritt die seitliche Verschiebung aus der Stellung an der Radix mesenterii nicht ein, infolgedessen bleibt die Genitalfalte auf dem Mesenterium und kann mit der der anderen Seite verschmelzen (Galeus, Oxyrhina, Mustelus, Scyllium und Carcharias, SEMPER 1875), sie erscheinen dann wie die Lappen eines Organes, welches das Mesenterium vollständig unterbricht. Bei Mustelus hat SEMPER (1875) den Verschmelzungsprozeß genauer verfolgt; bei Embryonen von 2 und 3 cm sind die Geschlechtsfalten noch vollständig getrennt, sie lassen einen kleineren gonalen und einen größeren epigonalen Abschnitt erkennen, bei 3 cm langen Embryonen beginnen die epigonalen Abschnitte an ihrem kaudalen Ende miteinander zu verschmelzen, bei 4 cm langen Embryonen ist die Verwachsung der epigonalen Abschnitte vollendet; später greift der Verwachsungsprozeß auf den gonalen Abschnitt über, so daß bei 8 cm langen Embryonen der ganze gonale wie der epigonale Abschnitt dem Mesenterium aufsitzt.

Entwickelung des Hodens.

Die Umwandlung der indifferenten Keimdrüse in den Hoden tritt viel früher ein als die Umwandlung in den Eierstock; das indifferente Stadium ist also bei den männlichen Selachiern stark verkürzt. Die Ausbildung des Hodens erfolgt bei allen bis jetzt untersuchten Selachiern nach Entwickelung des Genitalzellennestes, nur bei Mustelus kommt es nach SEMPER (1875) niemals zur Nesterbildung, weil hier die Genitalzellen frühzeitig in das Stroma auswandern und erst in diesem sich zu vermehren beginnen.

Die Einwanderung der Genitalzellen in das Stroma und damit die Hodenentwickelung beginnt bei Acanthiasembryonen von 6 cm Länge, bei Mustelusembryonen von 4 cm Länge, bei Embryonen von Scymnus lichia zwischen 5,2 und 9 cm Länge (SEMPER 1875).

Wir haben bei der Entwickelung des Eierstockes kennen gelernt, daß von dem Stroma aus Bindegewebszüge in das verdickte Keimepithel eindringen und schließlich dasselbe in eine oberflächliche Zellenlage und eine Menge von einzelnen Strängen, den Eisträngen, zerlegen. Ein ähnlicher Prozeß tritt auch bei dem Männchen ein, hier wuchern aber die einzelnen Teilstücke des Keimepithels sehr stark, indem die Genitalzellen sich vermehren und die einzelnen Keimstränge untereinander in Verbindung treten. Das Endresultat dieses Prozesses ist ein oberflächlich gelegenes einschichtiges Keimepithel und unter ihm ein Netzwerk solider Stränge, welches in Intervallen von verschiedener Größe mit dem ersteren in Verbindung steht; SEMPER (1875) bezeichnet diese Stränge als Vorkeimketten (Fig. 418). Jede Vorkeimkette besteht einmal aus zahlreichen aneinander gereihten Genitalzellen und zweitens zwischen und neben diesen aus vereinzelten gewöhnlichen Cölomzellen, welche als Homologa des Follikelepithels des Weibchens aufgefaßt werden können. Die Einwanderung der Genitalzellen und die Ausbildung von Vorkeimsträngen erstreckt sich

entlang der Genitalfalte, und zwar von Anfang an so weit, wie die spätere Ausdehnung des Hodens reicht.

Mit der ersten Einwanderung von Genitalzellen und ihrer Umwandlung zu Vorkeimketten ist der Prozeß nicht beendet, er wieder-

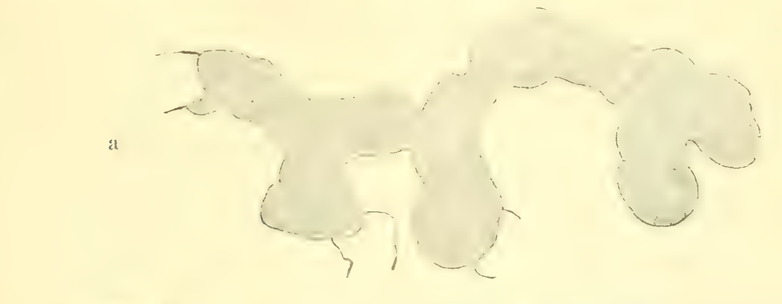




Fig. 418. Vorkeimketten aus dem sich entwickelnden Hoden eines 17 cm langen Acanthiasembryos. Vergr. 330 : 1. Nach Semper (1875), aus Hertwig, Lehrb. der Entwickelungsgesch.

holt sich wahrscheinlich in verschiedenen Perioden, so daß trotz der Höhenzunahme der Genitalfalte die Vorkeimketten allmählich dorsalwärts gegen die Faltenbasis vordringen und schließlich die ganze Genitalfalte von der freien Kante bis zur Basis erfüllen. Die Entwickelung der zweiten folgenden Generation von Vorkeimsträngen verläuft insofern etwas verschieden gegen die Entwickelung der ersten Generation, als es bei ihr nicht mehr vor der Bildung der Stränge zur Entwickelung von Genitalzellennestern kommt, sondern die Genitalzellen werden mit den sie umgebenden Cölomzellen einzeln in das Stroma verlagert und schließen sich erst dort zu Strängen zusammen. Bei Squatina vulgaris bildet bei der Entwickelung der zweiten Generation das Keimepithel zunächst solide Einstülpungen, welche mit den Vorkeimketten der ersten Generation in Verbindung treten: erst in diesen Einstülpungen wandeln sich gewöhnliche Epithelzellen zu Genitalzellen um, während das an der Oberfläche liegende Keimepithel so gut wie keine Genitalzellen mehr enthält (Semper 1875).

Die soliden Stränge der ersten Generation von Vorkeimketten höhlen sich später aus und bilden die Vorkeimschläuche Semper's (1875) [Fig. 419]: hier und da bleiben in ihrer Lichtung einzelne Zellen oder selbst Zellgruppen liegen, welche anfangs noch mit den wandständigen Zellen in Verbindung stehen, schließlich aber wohl mehr oder minder vollständig resorbiert werden. So entstehen in dem mittleren Teil der Genitalfalte erwachsener Embryonen sehr unregelmäßig gestaltete Netze von Zellschläuchen, deren Wandungen von kleinen cylindrischen, ovalkernigen und großen rundlichen, genitalzellenähnlichen Zellen gebildet werden und die ventralwärts sich mit den immer neu auftretenden Vorkeimketten verbinden. Sind die Vorkeimschläuche der ersten Generation gebildet, so wandeln sich die Vorkeimketten der zweiten Generation in Schläuche um, und die Vorkeimketten der dritten Generation erscheinen: dabei stehen aber die

Vorkeimschläuche und Vorkeimketten stets untereinander in Verbindung, so daß sie ein Ganzes bilden, das noch hier und da mit dem Keimepithel der Oberfläche zusammenhängt. Während in den Vorkeimketten und auch in der jungen Generation der Vorkeimschläuche

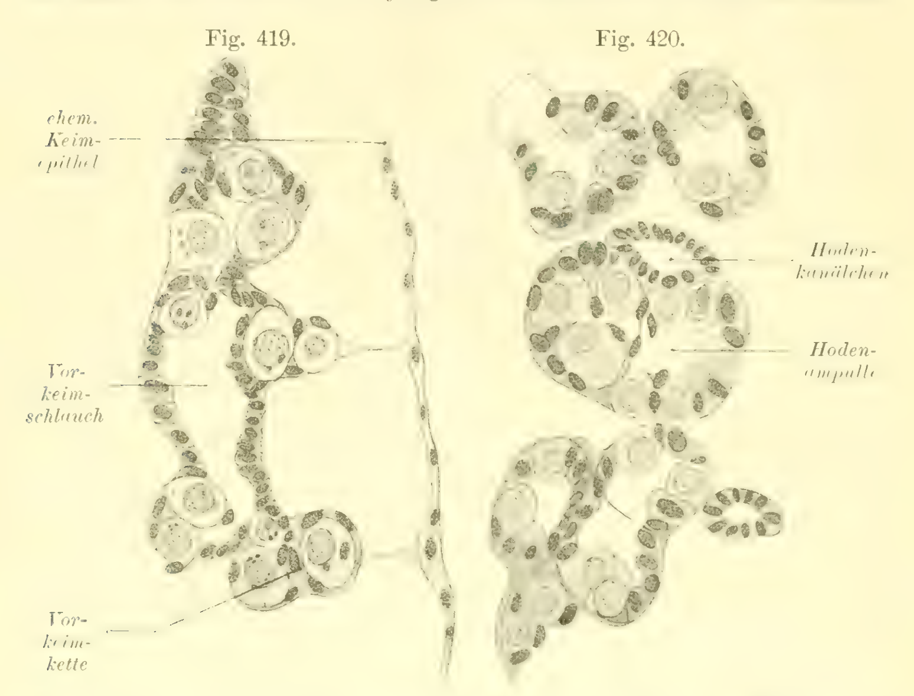


Fig. 419. Vorkeimschlauch, an 3 Stellen in kurze Vorkeimketten übergehend. Männlicher Acanthiasembryo von 25 cm Länge, nach SEMPER (1875). Vergr. 330 : 1.

Fig. 420. Hodenkanälchen und Hodenampullen aus dem Hoden eines Acanthiasembryos von 25 cm Länge, nach SEMPER (1875). Vergr. 330 : 1.

Genitalzellen und gewöhnliche Epithelzellen miteinander gemischt lagen, rücken aus den älteren Vorkeimschläuchen an der Genitalfaltenbasis die Genitalzellen allmählich aus der Wandung der Schläuche heraus und kommen seitlich zu ihnen wie warzenförmige Anhänge zu liegen; die Wand der Schläuche wird dann ausschließlich von den gewöhnlichen Epithelzellen gebildet. Die Schläuche selbst wären jetzt als Hodenkanälchen zu bezeichnen. Die aus den Vorkeimschläuchen ausgetretenen Genitalzellen vermehren sich sehr stark, behalten aber dabei infolge ihres Wachstums die alte Größe bei und bilden schließlich dickwandige Blasen, die Hodenampullen SEMPER's (Fig. 420); sie sind anfangs vollkommen abgeschlossen, später brechen sie aber in die Hodenkanälchen durch (Fig. 418b). Die Bildung der Hodenampullen beginnt bei Mustelusembryonen von 16 cm Länge (SEMPER 1875). Die Hodenampullen allein sind die samenbildenden Abschnitte, die Hodenkanälchen stellen nur Abfuhrwege dar. Sie treten mit den aus dem Centralkanal des Hodens herauswachsenden Hodennetzen in Verbindung und gewinnen auf diese Weise Abfluß in die Urniere (s. unter Urogenitalverbindung).

Diese eben besprochene Bildung der Vorkeimketten, der Hoden-

ampullen und der Hodenschläuche geht gleichmäßig durch den ganzen Hoden hindurch, gleichmäßig, aber nicht gleichzeitig immer sind die ventralen Partieen den dorsalen und die kranialen den kaudalen in der Entwickelung voraus.

Mit der Ausbildung der ersten Hodenampullen und Hodenkanälchen ist die Vorbereitung des Hodens für die erste Befruchtung beendigt. In jeder Brunstperiode scheinen nach Semper (1875) die ausgebildeten Hodenampullen zu Grunde zu gehen: wenigstens kann man an den Hoden älterer Männchen zwischen zwei Brunstperioden deutlich drei Schichten unterscheiden. Zunächst an der Basis der Genitalfalte die Schicht der entleerten und zu Grunde gegangenen oder gehenden (wenigstens was das Epithel anbetrifft) Hodenampullen, dann zweitens, mehr central gelegen, die Schicht der in voller Ausbildung befindlichen und endlich drittens am meisten ventral die Schicht der ganz jungen Hodenampullen. Ob mit den Hodenampullen auch Hodenkanälchen zu Grunde gehen, ist nicht bekannt.

Wie lange die Bildung von Vorkeimketten aus dem Keimepithel erfolgt, ist nicht mit Sicherheit anzugeben, keinesfalls hört sie mit dem Ausschlüpfen des jungen Fisches auf. Semper (1875) konnte in den Hoden junger Squatinae von 15 cm Thoraxlänge noch Auswanderungen von Genitalzellen aus dem Keimepithel nachweisen. Ein Wachstum der Vorkeimketten und eine Umbildung derselben zu Hodenkanälchen und Hodenampullen findet auch im voll ausgewachsenen Tiere noch statt.

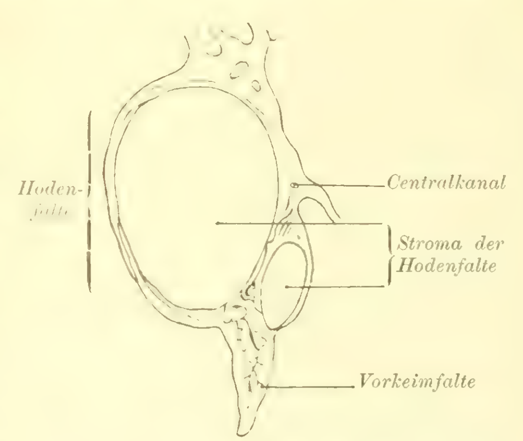


Fig. 421. Querschnitt durch den vorderen Teil des Hodens von einem Acanthiasembryo von 25 cm Länge, nach Semper (1875). Vergr. 12 : 1. — Die Genitalfalte zerfällt in die breite eigentliche Hodenfalte und die schmale, flossenartige Vorkeimfalte.

Während der Ausbildung der Vorkeimketten und ihrer Umwandlung zu Hodenampullen wächst die Genitalfalte sehr stark, bei den 6 cm langen Acanthiasembryonen, bei denen eben die Verlagerung der Genitalzellen beginnt, beträgt die Höhe der Genitalfalte 0,5 cm, bei einem Embryo von 17 cm bereits 1,5 und bei einem Embryo von 25 cm Länge 2,5 cm (Semper 1875). Das Wachstum der Genitalfalte ist kein gleichmäßiges, der Teil, welcher die Keimzone enthält, wächst langsamer, als der basale Teil, sowohl was die Höhe als was die Dicke anbetrifft, und so scheidet sich schließlich die ganze Genitalfalte ihrer Länge nach in zwei übereinander gelegene Abschnitte, einen größeren dickeren dorsalen, nach Semper die eigentliche Hodenfalte, und einen ventralen kleineren und dünneren Teil, nach Semper die Vorkeimfalte; die Vorkeimfalte sitzt der Hodenfalte der Länge nach flossenartig auf (Fig. 421). Die Netze der Hodenkanälchen, die Hodenampullen und die Vorkeimschläuche befinden sich innerhalb der Hodenfalte, inner-

halb der Vorkeimfalte liegen nur die soliden Vorkeimketten; die Vorkeimfalte stellt also den eigentlichen Speicher des Hodens dar, aus dem immer wieder Hodensubstanz neu gebildet wird, wenn auch in der Brunstperiode Hodenampullen zu Grunde gehen. Mit zunehmender Masse des Hodens beginnt die Hodenfalte die Vorkeimfalte zu überwachsen, so daß die letztere gleichsam in das Innere der Hodenfalte einsinkt. SEMPER unterscheidet infolgedessen eine innere und äußere Vorkeimfalte, beide Bezeichnungen stellen aber nur verschiedene Entwickelungsstadien des gleichen Gebildes dar: wie die Vorkeimfalte links und rechts von der Hodenfalte überwachsen wird, so wird sie es auch am kranialen und kaudalen Pol.

Im Innern der Hodenfalte entwickeln sich in der Umgebung der Vasa efferentia stärkere Züge von Bindegewebe und bilden die sogen. Septula testis. Da diese Septula entsprechend den Nephrostomalkanälchen angeordnet sind, so müssen sie eine Segmentierung zeigen, die den Hoden wenigstens in seiner Basis in segmentale Abschnitte zerlegt. In dem rudimentären Hoden, welcher bei Hexanchus im Mesovarium vorkommt, ist diese Segmentierung vollständig durchgeführt, der Hoden zerfällt in so viele Abschnitte, als Efferentia vorhanden sind (SEMPER 1875). SEMPER glaubt aus dieser Thatsache schließen zu dürfen, daß der Hoden ursprünglich segmental angeordnet war, eine Annahme, welche in dem Nachweis RÜCKERT's (1888) ihre Unterstützung erhält, in dem Nachweis, daß die ersten Genitalzellen nicht in der Seitenplatte, sondern in den Ursegmentstielen auftreten.

Unterschiede in der Entwickelung zwischen Eierstock und Hoden.

Aus der in beiden vorhergehenden Abschnitten gegebenen Darstellung geht hervor, daß Hoden und Eierstock bei den Selachiern sich ziemlich verschieden entwickeln. Der Eierstock entsteht nur aus dem Keimepithel und seinen Umwandlungsprodukten, der Hoden aus Keimepithel und den Genitalsträngen der Urniere. Beim Eierstock wandeln sich die Genitalzellennester direkt in junge Eifollikel um, beim Männchen ist zwischen den Genitalzellennestern und den Hodenampullen noch das Zwischenstadium der Vorkeimketten und Schläuche eingeschaltet. Beim Weibchen bewahrt das Keimepithel zeitlebens die Fähigkeit, durch Verlagerung von Genitalzellen aus dem Keimepithel in das Stroma neue Eifollikel zu erzeugen, beim Männchen verliert das Keimepithel mehr oder minder früh diese Eigenschaft an die zeitlebens bestehen bleibenden Vorkeimketten.

Schicksale des epigonalen Abschnittes der Genitalfalte.

Der epigonale Abschnitt der Genitalfalte kann im erwachsenen Tier erstens vollständig zurückgebildet werden, er kann zweitens als einfache Peritonealduplikatur erhalten bleiben und kann sich schließlich drittens zu einem voluminösen Gebilde umgestalten, welches als besonderes Organ „epigonales Organ" (SEMPER 1875) benannt wird: beim Männchen ist das epigonale Organ bei Oberflächenbetrachtung nicht vom Hoden abzugrenzen und täuscht deshalb öfters eine größere Ausdehnung des Hodens vor. Der epigonale Abschnitt der Genitalfalte wird zurückgebildet bei den Rochen, bei Acanthias (bei dem er

schon vor der Geschlechtsdifferenzierung verschwindet, SEMPER 1875) und bei Spinax. als einfache Falte bleibt er erhalten bei Hexanchus, Pristiurus und Scymnus lichia. zum epigonalen Organ entwickelt er sich bei Triakis semifasciata, Rhinobatus granulatus, Mustelus vulgaris, Galeus canis, Carcharias glaucus, Oxyrhina glauca und Sphyrna zygaena (SEMPER 1875). Das epigonale Organ gelangt gewöhnlich bei beiden Geschlechtern zur Ausbildung, beim Weibchen, auch bei denen mit einseitig ausgebildetem Eierstock, stets auf beiden Seiten. Histologisch besteht das epigonale Organ lediglich aus Bindegewebe, das ohne Grenze in das Stroma des gonalen Abschnittes übergeht; während im gonalen Abschnitt das Stroma durch große Lymphräume unterbrochen ist, fehlen diese Räume im epigonalen Organ (SEMPER 1875).

Zwitterbildung.

Ausgebildete Zwitter sind im Bereiche der Selachier selten. Nur bei Hexanchus kommen in der vorderen Hälfte beider Eierstöcke in der Basis des Mesovariums Knollen vor, welche infolge ihres histologisches Baues und ihrer Verbindung mit einem Hodennetz von SEMPER als rudimentäre Hoden angesprochen werden. Auch bei einem weiblichen Acanthiasembryo von 19 cm Länge glaubt SEMPER zwischen den Eifollikeln Zellgruppen nachgewiesen zu haben, deren einzelne Zellen einander gleichen, aber größer sind als die Genitalzellen im Keimepithel, er hält sie für junge Hodenampullen, deren weitere Ausbildung deshalb unterblieb, weil keine Verbindung mit einem Hodennetz zu stande kam. Bei einem weiblichen Embryo von Scymnus lichia von 9 cm Länge sollen vor Abtrennung der bereits ausgebildeten Eifollikel vom Keimepithel mitten im Stroma Genitalzellen bald einzeln, bald in Gruppen vorkommen, welche SEMPER infolge ihrer frühen Verlagerung in das Stroma für männliche Vorstadien hält; er glaubt sich zu dieser Annahme berechtigt, weil auch gleichzeitig in der Genitalfalte ein rudimentäres Hodennetz entwickelt ist.

6. Geschlechtsorgane der Ganoiden.

Die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Ganoiden ist leider terra incognita, sowohl was die Keimdrüse als was die Ableitungswege der Keimprodukte anbetrifft. Es ist das um so mehr zu bedauern, weil gerade innerhalb der Ganoiden eine Reihe vergleichend-anatomisch wichtiger Uebergangsformen sich vorfindet.

Anlage der indifferenten Keimdrüse.

Die Anlage der indifferenten Keimdrüse besteht in der Entwickelung einer Genitalfalte, welche außerordentlich spät auftritt. Mein ältestes Exemplar von Lepidosteus von ca. 2 cm Länge (Alkoholmessung), das bereits alle äußeren Charaktere des fertigen Tieres besaß, das den Dottersack verloren hatte, zeigte noch keine Spur einer Genitalanlage. Nach BALFOUR und PARKER (1882) ist bei einem jungen Lepidosteus von 5,5 cm Länge noch keine Genitalanlage vorhanden, bei einem jungen Exemplar von 11 cm Länge war sie in ganzer Ausdehnung entwickelt. Nach JUNGERSEN (1894) finden sich bei Larven von Amia calva von 10,0—16,5 mm die Keimdrüsen deutlich angelegt; unter meinem Amiamaterial zeigten nur die ältesten, längst ausgeschlüpften Fische von

beinahe 4 cm Länge eine kurze, auf früher Entwickelungsstufe befindliche Genitalfalte.

Die Genitalfalte ist jederseits mit ihrer Basis an die dorsale Leibeswand ungefähr der Mitte der Niere entsprechend befestigt und reicht von dem hinteren Pol der Vorniere resp. dem Abgang der A. mesenterica bis zur Bauchflossenregion. Die quere Entfernung zwischen den beiden Genitalfalten bleibt immer die gleiche, so daß dieselben an ihren vorderen Abschnitten scheinbar immer weiter lateralwärts rücken, den lateralen Rand des lymphoiden Gewebes erreichen und schließlich an ihrem vordersten Ende an die abgestumpfte Ecke zu liegen kommen, in welcher dorsale und laterale Leibeswand ineinander übergehen. Jede Genitalfalte besteht aus einem schmalen basalen und einem verdickten freien Teil. Bei Amia ist in den ersten Entwickelungsstadien kein Unterschied zwischen lateraler und medialer Seite vorhanden, die Genitalzellen liegen alle im Innern der Falte

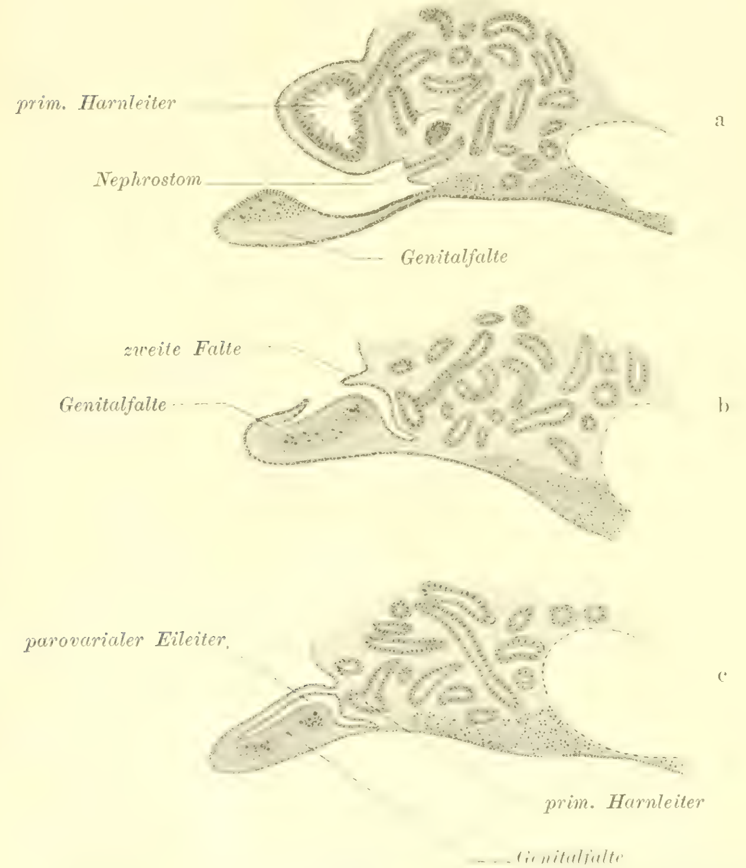


Fig. 422a, b, c. 3 Querschnitte durch die rechte Genitalfalte eines 11 cm langen Lepidosteus osseus, nach BALFOUR und PARKER (1882). — Schnitt a ist der am weitesten kaudal gelegene Schnitt, Fig. c der am weitesten kranial gelegene; Schnitt b liegt nahe dem vorderen Urnierenpol. — Die Genitalfalte ist lateralwärts umgeschlagen (a) und verwächst (c) mit einer ihr entgegenwachsenden zweiten Falte (b).

und werden zum Teil von gewöhnlichen Cölomzellen umhüllt; ein bindegewebiges Stroma ist anfangs sicher nicht vorhanden. Ein späteres Stadium der Genitalfalte besitzen wir von Lepidosteus. Hier ist die laterale Seite und zwar nur des angeschwollenen Faltenteiles zu einem Keimepithel umgewandelt, die übrigen Abschnitte der lateralen und die ganze mediale Seite sind von gewöhnlichem Cölomepithel überkleidet: im Innern der Falte liegt ein bindegewebiges Stroma (Balfour und Parker 1882).

Ueber den Eintritt der Geschlechtsdifferenzierung und die Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zu Eierstock und Hoden ist nichts bekannt.

Während die Eierstöcke der übrigen Ganoiden bandförmige Organe darstellen, welche an ihrer Außenseite zahlreiche Ovarialfalten tragen können (Amia calva [Hyrtl 1875], Polypterus [Budgett 1900]), ist der Eierstock des Lepidosteus wie der der meisten Teleostier sackförmig gebaut, die die Innenoberfläche des Sackes überziehende Epithelschicht wird vom Keimepithel geliefert. Die Lichtung des Sackes ist als parovarialer Eileiter aufzufassen, ihre Entwickelung konnten Balfour und Parker (1882) bei einem 11 cm langen Exemplar studieren, wenigstens die Entwickelung ihres vorderen Abschnittes. Das freie Ende der Genitalfalte rollt sich nach außen ein, der Genitalfaltenkante wächst eine zweite Falte der dorsalen Leibeswand, lateral von der Genitalfaltenbasis entspringend, entgegen und verschmilzt mit ihr (Fig. 422). Vorn endigt der parovariale Eileiter blind, nachdem er infolge der abnehmenden Höhe der Genitalfalte kleiner geworden ist; das blinde Ende liegt ungefähr in der Höhe des kranialen Urnierenpoles. Der parovariale Eileiter ist so gelagert, daß die sekundären Nephrostomalkanälchen der Urniere gerade in ihn ausmünden müßten.

Der Hoden kann bald gelappt (Lepidosteus [Balfour und Parker 1882]), bald einheitlich (Amia calva [Jungersen 1900]) sein.

7. Geschlechtsdrüsen der Petromyzonten.

Indifferente Keimdrüse.

Die ersten Genitalzellen von Petromyzon sind gegenüber den benachbarten Zellen des Mesoderms und des Entoderms sowohl durch ihre excessive Größe als durch ihre vollständige Ausfüllung mit Dotterplättchen ausgezeichnet (Petromyzon fluviatilis [Götte 1890], Petromyzon Planeri [Wheeler 1899]); ihr erstes Auftreten erfolgt bei Petromyzon Planeri in der 5. Periode Goette's (der Kopf wächst abwärts stärker hervor, mit ihm verlängert sich der Vorderdarm, Hirn und Rückenmark werden hohl, es erscheinen die Anlagen der Hirn- und Spinalnerven, der Ohren und Augen, es sondern sich die Seitenplatten und die Kiementaschen). Fig. 423 giebt einen Querschnitt durch das hintere Körperende eines Embryos dieser Periode wieder. Vom Mesoderm sind die Ursegmente vorhanden und bis auf ihre an die künftige Seitenplatte anstoßende Fläche scharf abgegrenzt; die Seitenplatte hat sich auf der linken Seite bereits teilweise vom Entoderm abgesetzt, auf der rechten Seite ist noch keine Spur von ihr vorhanden; auf beiden Seiten finden sich große Zellen mit central gelegenem Kern, auf der linken liegen sie bereits im Gebiete des Mesoderms, auf der rechten erscheinen sie wie große Furchungszellen,

die noch mit den Furchungszellen in Zusammenhang stehen, welche die Wand des Darmes bilden. Nach diesem Befund ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß die Geschlechtszellen der Petromyzonten



Fig. 423. Querschnitt durch das hintere Ende eines Embryos von Petromyzon Planeri, Stadium II, nach Wheeler (1899). Anlage der Geschlechtszellen.



Fig. 424. Querschnitt durch das hintere Körperende eines Petromyzon Planeri, Stadium III, nach Wheeler (1899). Die Genitalzellen liegen sämtlich innerhalb der Seitenplatte.

— ähnlich wie bei Micrometrus (s. p. 647) — direkt von Furchungszellen abstammen und erst später in das Mesoderm einwandern. In der 6. Periode Goette's (der bis zur Leberanlage reichende cylindrische Vorderkörper krümmt sich hakenförmig vor dem noch kugeligen Hinterleib, die Herzentwickelung beginnt) ist die Seitenplatte deutlich ausgebildet, die Genitalzellen liegen innerhalb derselben derartig verteilt, daß ihre Zugehörigkeit zur Somato- oder Splanchnopleura nicht zu bestimmen ist (Fig. 424). In diesem Verhältnis bleiben die Genitalzellen bis zur Larvenlänge von 4 mm. Sie sind auf das hintere Drittel des embryonalen Körpers beschränkt (letzten 10 oder mehr Segmente hinter dem 15. Segment, Hatta 1900) und bilden in ihrer Gesamtheit jederseits einen Zellstrang, welcher kaudalwärts die Mündungsstelle des primären Harnleiters in die Kloake überschreitet

und bis dicht über die Kloakenöffnung reicht (WHEELER 1899). Fig. 425 giebt schematisch die Ausdehnung des Genitalzellenstranges wieder. Später bleibt der Genitalzellenstrang im Wachstum zurück, die Leibeshöhlenmündung des primären Harnleiters verschiebt sich schwanzwärts, und damit kommt das Ende des Genitalzellenstranges etwas kranial vor dem Ende des primären Harnleiters zu liegen.

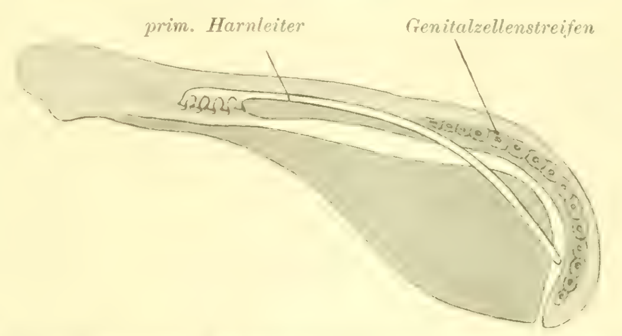


Fig. 425. Schematisierter Sagittalschnitt durch einen Embryo von Petromyzon, nach WHEELER (1899). Verhältnis der Genitalzellenregion zu Körper und Vorniere.



Fig. 426. Querschnitt durch eine Larve von Petromyzon Planeri, Stadium XI, nach WHEELER (1899). — Die Genitalzellen bilden in der Mittellinie eine unpaare Zellenmasse.

Bei Larven von 5 mm Länge, ca. 1 Jahr alten Tieren (LUBOSCH 1903) schieben sich die Genitalzellen von beiden Seiten an der ventralen Seite des primären Harnleiters gegen die Mittellinie vor, bis sie sich bei Larven von 7 mm unter der Aorta erreichen und, da ein Mesenterium dorsale im Bereiche des Mitteldarmes überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt (RATHKE 1827), eine unpaare Masse bilden (Fig. 426); wie aus der Fig. 426 hervorgeht, sind die Genitalzellen auf

diesem Schnitt die einzigen, mit Ausnahme der des Entoderms, welche Dotter enthalten. Bei Larven von ungefähr 7,25 mm Länge verlieren die Genitalzellen ihren Dottergehalt und liegen entsprechend der Mittellinie dicht unter dem Peritoneum (Wheeler 1899). Solange die Genitalzellen Dotter enthalten, und noch einige Zeit nach der Resorption ihres Dotters teilen sie sich niemals; ihre Zahl bleibt also bis zur Erreichung ihrer definitiven Lage konstant (Wheeler 1899).

Sobald die Genitalzellen den Ort der späteren Genitalfalte erreicht haben, beginnt die Ausbildung derselben: das erste Zeichen ihrer Entstehung ist eine Verdickung des Cölomepithels, dessen flache Zellen kubisch werden. Der Verdickung folgt bei Larven von 1,8 cm Länge die Ausbildung einer wirklichen Falte, welche von Anfang an unpaar ist, da kein dorsales Mesenterium eine paarige Anlage bedingt. Das Innere der Falte ist von großen Geschlechtszellen erfüllt, zwischen ihnen finden sich aus Einstülpungen des Cölomepithels entstandene kleinere Zellen, die Follikelzellen, welche eine Gruppe von Genitalzellen mehr oder weniger vollkommen umhüllen (Lubosch 1903). Der Ueberzug der Falte wird von einem bis zu kubischer Form erhöhten Cölomepithel geliefert. Die Geschlechtszellen liegen von Anfang an retroperitoneal im Innern der Falte, der Epithelüberzug derselben wird zu allen Zeiten der Entwickelung von gewöhnlichen Cölomepithelien zusammengesetzt, ein eigentliches Keimepithel existiert also hier überhaupt nicht.

Auf der eben beschriebenen Entwickelungsstufe bleibt die Genitalfalte während des ersten Jahres stehen (Lubosch 1903).

Geschlechtsdifferenzierung.

Gegen Ende des ersten Larvenjahres (der Larvenzustand erstreckt sich über $2^1/_2$ Jahre) frühestens bei Larven von 4 cm Länge setzt die Geschlechtsdifferenzierung ein (Lubosch 1903). Sie ist während der Larvenperiode nur für die weibliche Keimdrüse eine positive, indem die Genitalzellen deutlich die Charaktere junger Eier annehmen, während sie im männlichen Geschlecht ihre alte Form beibehalten.

Umwandlung der Keimdrüse zum Eierstock.

Die künftigen Eizellen nehmen frühzeitig in ihrem Kern Eicharakter an, der in der Bildung eines ungeheuren Nucleolus besteht, und zwar erfolgt diese Annahme des Eicharakters von seiten sämtlicher Genitalzellen eines Nestes, so daß man annehmen darf, daß auch sämtliche Genitalzellen zu Eiern werden, daß also die Follikelepithelien und Genitalzellen von Anfang an differenzierte Zellarten sind und nicht etwa Genitalzellen eines Nestes sich nachträglich in Follikelzellen umwandeln können. Das Follikelepithel und das Bindegewebe wachsen zuerst zwischen die Nester, dann zwischen die einzelnen Zellen hinein und kapseln sie so schließlich im Einzelnen ab. Diese Abkapselung der einzelnen Genitalzellen von ihren Nachbarn ist gleichfalls charakteristisch für die Differenzierung des Eierstockes, da ein ähnlicher Prozeß niemals bei der Differenzierung zum Hoden eintritt, bei dieser bleiben immer die Nester erhalten und gehen allmählich in die Hodenfollikel über. Das Wachstum der Eier hält nicht gleichen Schritt mit dem Wachstum des Tieres; man kann bei Tieren am Ende des ersten Lebensjahres bereits dotterführende Eier treffen.

andererseits aber noch ganz junge Ovarialanlagen bei Tieren vor der Metamorphosis.

Entwickelung der Keimdrüse zum Hoden.

Die künftigen Spermatogonien entwickeln sich durch Teilung aus den Genitalzellen, sie bleiben aber wie diese in Nestern liegen und es fehlt eigentlich jedes histologische Merkmal außer der Größe des Nestes und der größeren Anzahl der Zellen in ihm, um ein Nest mit Spermatogonien von einem Nest mit indifferenten Genitalzellen zu unterscheiden. Man kann nur sagen: Die Genitalzellen dieser Nester zeigen nicht den charakteristischen Nucleolus, können also keine Eier sein, da weiter die Länge der Larven das Alter bestimmen läßt und in gleichalterigen Larven die Differenzierung der Eier längst begonnen hat, so müssen diese noch immer indifferenten Genitalzellenhaufen männlich sein. Die Spermatogenese setzt erst spät ein, LUBOSCH (1903) fand bei Flußneunaugen, welche im Mai laichreif werden, im Februar noch keine Samenfäden im Hoden. Die einzelnen Genitalzellennester wandeln sich also ganz allmählich in Nester von Spermatogonien um und jedes dieser Nester entwickelt einen sogenannten Hodenfollikel.

Hermaphroditismus.

Bei der Bestimmung des Geschlechtes einer größeren Anzahl (49) von Larven fand LUBOSCH (1903) die interessante Thatsache, daß 10,3 Proz. derselben indifferente Keimdrüsen im ersten Jahr, 16,3 Proz. indifferente Keimdrüsen in späterer Larvenzeit, 48,9 Proz. echte Eierstöcke und 24,5 Proz. gemischte Drüsen, d. h. Drüsen, welche Ovarialgewebe und indifferentes Gewebe nebeneinander enthielten, besaßen. Rechnet man aus den oben angegebenen Gründen die älteren Larven mit indifferenten Keimdrüsen als Männchen, so blieben ca. 49 Proz. Weibchen, ca. 16 Proz. Männchen und 25 Proz. gemischte Drüsen übrig. Die Weibchen würden also unter den Larven unverhältnismäßig prävalieren. Untersucht man geschlechtsreife Tiere, so findet man annähernd gleichviel Weibchen wie Männchen. Woher kommen die später unter den geschlechtsreifen Tieren vorhandenen, bei den Larven fehlenden 33 Proz. männlicher Keimdrüsen? Aus den indifferenten Keimdrüsen des ersten Larvenjahres werden wohl einige Hoden hervorgehen, das wäre aber ein geringer Zuschuß. Nimmt man aber an, daß die 25 Proz. gemischte Drüsen sich unter Rückbildung der Eier zu Hoden umwandeln, dann bekäme man ungefähr einen Prozentsatz der männlichen Larven, der mit der Zahl der reifen Tiere übereinstimmte. Die Geschlechtsdifferenzierung wäre mithin eine doppelte. Am Ende des ersten Lebensjahres tritt eine provisorische Differenzierung ein, die zunächst die Hälfte der Larven als Weibchen ausscheidet, die andere Hälfte bleibt indifferent oder zeigt Zwittercharakter; während der Metamorphose tritt dann die endgiltige Differenzierung ein, welche die indifferenten Larven in Männchen und Weibchen scheidet und die Zwitter in Männchen umwandelt. Die Bedeutung der Arbeit LUBOSCH's liegt im Nachweis, daß regelmäßig 25 Proz. der Larven Zwittercharakter zeigen.

8. Geschlechtsdrüsen der Dipnoer.

Die Entwickelung der Keimdrüse der Dipnoer ist unbekannt. Wir wissen nur, daß die Genitalzellen innerhalb einer Genitalfalte auftreten, welche sich durch die ganze Länge der Leibeshöhle erstreckt. Die Keimdrüsen beider Seiten entwickeln sich in gleicher Weise und kommen auf beiden Seiten zur Funktion. BEDDARD (1886a, b u. c) behauptet, daß das Ovarium von Lepidosiren zwei verschiedene Arten von Eizellen enthalten solle, welche sich in verschiedener Weise entwickeln. Die eine Art von Zellen ist einer Zelle gleichwertig, sie entspräche den Eizellen der übrigen Wirbeltiere, die andere ist ein Produkt getrennter Zellen; Zellen des Epithels, mit Dotterplättchen erfüllt, dringen in die Eizelle ein, lösen sich in ihr auf und geben auf diesem Wege ihre Dotterplättchen an das Ei ab, das nur auf diese Weise Dotter gewinnt. RUGE (1889) hat bereits aus den Abbildungen BEDDARD's nachgewiesen, daß es sich bei der zweiten Eizellenart nicht um Eizellenbildung, sondern um Rückbildung von Eiern handelt.

9. Geschlechtsdrüsen der Amphibien.

Anlage der indifferenten Keimdrüse.

Die ersten Genitalzellen der Amphibien sind eigentümliche große, vieleckige, mit Dotterplättchen überladene Gebilde; ihr Längsdurchmesser schwankt bei Rana fusca zwischen 35 und 40, ihr Querdurch-



Fig. 427. Kaulquappe von Rana temporaria, 11 mm lang, nach BOUIN (1900). Vergr. 425 : 1. Querschnitt des Genitalzellenstranges.

messer zwischen 24 und 35 μ (NUSSBAUM 1880); ihr Protoplasma ist spärlich zwischen den Dotterplättchen vorhanden und leicht granuliert; ihr Kern liegt meist excentrisch, er ist groß und enthält das Chromatin weitmaschig angeordnet, infolgedessen erscheint er nach der

Färbung blasser als die Kerne benachbarter Zellen (Fig. 427). Die Genitalzellen heben sich durch ihren Dotterreichtum scharf gegen die Umgebung ab, deren Zellen zur Zeit der ersten Genitalanlage ihren Dotter vollständig verloren haben. Der Dottergehalt deutet darauf hin, daß die Genitalzellen in der Differenzierung zurückgebliebene Zellen sind: Nussbaum (1880) schließt deshalb, daß sie Gebilde sui generis seien, welche sich wahrscheinlich schon auf einem späteren Furchungsstadium von den somatischen Zellen getrennt hätten: ein Beweis für diesen Schluß liegt aber nicht vor.

Die Genitalzellen treten bei 9—10 mm langen Larven von Rana temporaria auf (Bouin 1900), sie stellen in ihrer Gesamtheit einen langgestreckten, von Anfang an unpaaren Zellstrang dar, welcher sich in

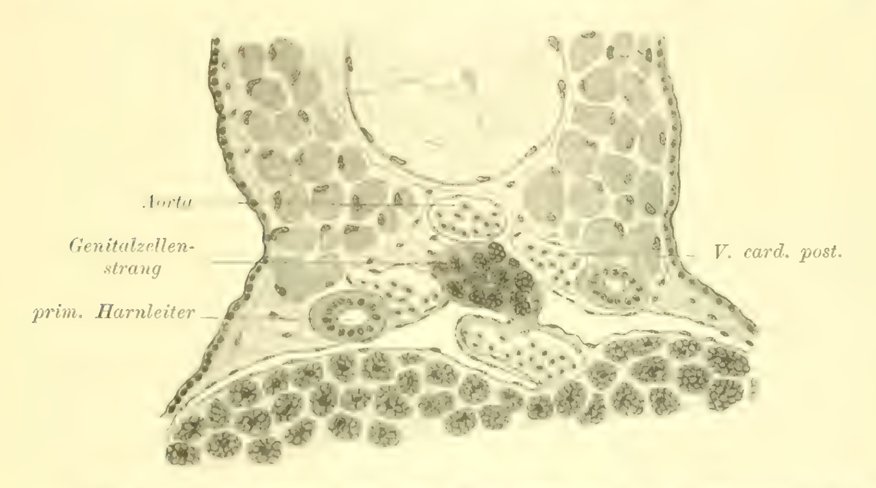


Fig. 428. Querschnitt durch eine Kaulquappe von Rana temporaria, 9 mm lang, nach Bouin (1900). Vergr. ca. 150 : 1. Lage des Genitalstranges im retroperitonealen Gewebe.

der hinteren Hälfte der Leibeshöhle bis fast zur Kloake erstreckt. Im Querschnitt nimmt der bald abgerundete, bald dreieckige Strang den Raum zwischen Aorta und Radix mesenterii einerseits und zwischen den beiden Vv. card. post. anderseits ein (Fig. 428): er liegt retroperitoneal, doch fehlt an einzelnen Stellen, wo Genitalzellen an die Leibeshöhle anstoßen, das Cölomepithel (Fig. 427). Außerhalb dieses langen Stranges sind Genitalzellen nur von Hoffmann (1886) beobachtet worden, er traf sie bis in das Niveau der lateralen Leibeswand und versucht, seine Beobachtungen zu Gunsten einer möglichen Wanderung der Genitalzellen zu verwerten. Bei Kaulquappen von Rana temporaria von 13 mm Länge (Bouin 1900) verliert die Genitalanlage ihr strangförmiges Aussehen, indem sie sich zu einer dünnen aber breiten Platte abflacht, welche sich nach rechts und links bis in das Niveau der beiden primären Harnleiter erstreckt: sie bleibt aber immer noch unpaar. Während dieser Verschiebung ändert sich das Verhältnis zwischen Genitalanlage und Cölomepithel: das Cölomepithel ist entsprechend der angrenzenden Genitalanlage verdickt und zwischen seine Zellen sind überall Genitalzellen eingeschoben, so daß man jetzt von einem Keimepithel sprechen darf. Die Genitalzellen liegen an

fangs in der ganzen Breitenausdehnung des Keimepithels, also auch hinter der Radix mesenterii; später, bei Quappen von 17 mm Länge (Bouin 1900), verschwinden sie an dieser Stelle und damit wird die unpaare Anlage in ganzer Ausdehnung gespalten und zur paarigen, beiderseits im Winkel zwischen Leibeswand und Radix mesenterii gelegenen, umgestaltet. Die Größe der Genitalzellen bedingt dann einen Vorsprung in die Leibeshöhle und damit das erste Auftreten der Genitalfalte.

Die paarigen Genitalfalten erscheinen bei Rana temporaria-Quappen zwischen 17 und 19 mm Länge (Bouin 1900), bei Quappen von Bombinator igneus in einem Stadium, bei welchem man mit der Lupe eben die Anlage der hinteren Beine wahrnehmen kann (Goette 1875), bei Ichthyophis im Stadium 3 bei Embryonen mit gefiederten Kiemen (Semon 1892). Die Genitalfalte besteht anfangs nur aus Cölomzellen und Genitalzellen, ein Stroma fehlt. Die Genitalzellen sammeln sich bald einzeln, bald in Nestern in der Faltenkuppe und treiben sie birnenförmig auf, die Basis der Falte bleibt schmal und wird zur Anlage des Aufhängebandes der Keimdrüse. Die Genitalfalte tritt sehr häufig diskontinuierlich auf, die einzelnen Teilstücke scheinen dann an den Ort der Nephrostomata der Urnierenkanälchen gebunden (Triton cristatus, Hoffmann 1886). Ein ähnliches Verhalten zeigen Ichthyophisembryonen (Semon 1892), bei denen die ganze Keimfalte An- und Abschwellungen aufweist; beide Erscheinungen haben aber nichts mit der Segmentierung zu thun. An der Genitalfalte von Triton schwindet diese Pseudo-Segmentierung sehr bald und die Genitalfalte wird einheitlich; am Hoden von Ichthyophis und an dem Fettkörper beider Geschlechter erhalten sich diese Volumenschwankungen sogar dauernd (Semon 1892).

Bei Quappen von 18—20 mm Länge von Rana temporaria (Bouin 1900) wandern von dem retroperitoneal gelegenen Mesenchym Zellen in das Zentrum der Genitalfalte ein und bilden einen Stromakern, der dann später die Gefäße enthält. Vom Stroma wachsen schon im indifferenten Zustand der Keimdrüse schmale Züge von Bindegewebe zwischen die einzelnen Genitalzellen und die Genitalzellennester hinein.

Während der Ausbildung der äußeren Form der Genitalfalte macht das Keimepithel eine Reihe von Veränderungen durch. Zunächst wächst die Zahl der Genitalzellen; da die ersten mit Dotter überladenen Genitalzellen keine Teilung aufweisen, muß die Vermehrung der Genitalzellen aus einer anderen Quelle stattfinden, und das ist durch die allmähliche Umwandlung gewöhnlicher Cölomzellen in Genitalzellen: aus den Cölomzellen lassen sich verschiedene Formen zusammenstellen, welche eine geschlossene Uebergangsreihe zwischen einfacher Epithelzelle und Genitalzelle bilden. Diese Genitalzellen, wie sie aus dem dotterfreien Cölomepithel hervorgehen, haben keinen Dottereinschluß und würden sich scharf von den primären, mit Dotter überladenen Genitalzellen unterscheiden, wenn nicht auch diese einen Umwandlungsprozeß durchmachten, der nach Ausbildung der Genitalfalte in einer vollständigen Resorption der Dotterplättchen endigt. Infolgedessen haben wir im Keimepithel der Genitalfalte nur noch eine Art von Genitalzellen, welche aber zwei ganz verschiedenen Quellen entstammen. Diese dotterlosen Zellen sind immer noch sehr groß, entsprechen aber höchstens noch $^1/_5$—$^1/_6$ der dotterreichen primären Zellen (Bouin 1900). Die dotterlosen sekundären Genitalzellen können sich

dann durch Teilung vermehren und so die Zahl der Genitalzellen schnell steigern. BOUIN (1900) zählte bei einer Quappe von Rana temporaria von 20 mm Länge, also nach Beginn der Genitalfalten-



Fig. 429. Kaulquappe von Rana temporaria von 24 mm Länge, nach BOUIN (1900). Vergr. 460 : 1. Querschnitt der Genitalfalte; das Keimepithel bildet eine geschlossene Lage über der ganzen Falte.

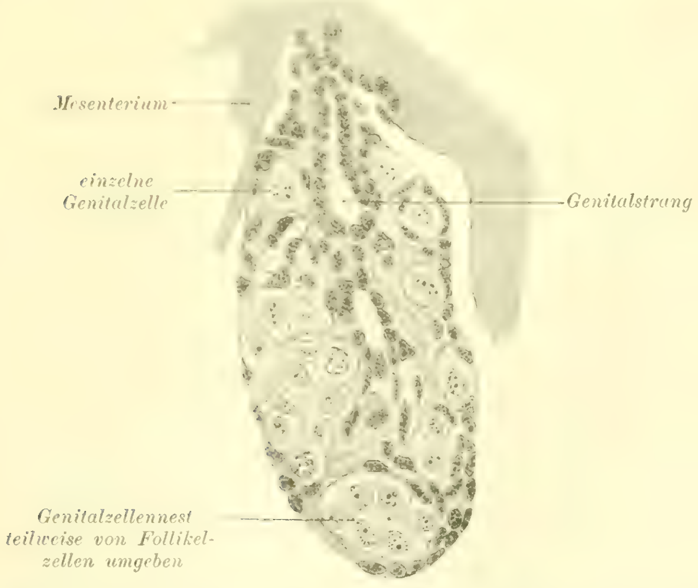


Fig. 430. Kaulquappe von Rana temporaria von 35 mm Länge, nach BOUIN (1900). Vergr. 340 : 1. — Das Keimepithel hat sich verdickt, die Genitalzellen liegen teils einzeln, teils in Nestern. Im Innern der Genitalfalte sind Genitalstränge aufgetreten.

bildung, 55 und 60, bei Quappen von 21—22 mm Länge 68 und 72, bei Quappen von 24 mm Länge 150 und 190 und endlich bei Quappen von 26 mm Länge, mit ausgebildeter Genitalfalte, 200 und 250 Genitalzellen.

Die Genitalzellen liegen infolge der Größenzunahme der Genitalfalte anfangs trotz ihrer lebhaften Teilung immer nur in einer Schicht (Fig. 429), erst gegen das Ende des indifferenten Stadiums wird das Keimepithel mehrschichtig, die Genitalzellen rücken dann gegen die basale Grenze des Keimepithels auf das Stroma zu, bleiben aber stets innerhalb des Keimepithels liegen; auch da, wo sie in Nestern angeordnet sind, steht die eine Seite des Nestes stets mit dem Keimepithel in Verbindung. Die unveränderten Cölomzellen liegen (Fig. 429) zwischen den einzelnen Genitalzellen und bilden ein mehr und mehr sich ausbildendes Follikelepithel um dieselben (Fig. 430). Anfänglich umscheidet dasselbe nach jeder Teilung die einzelnen Tochterzellen,

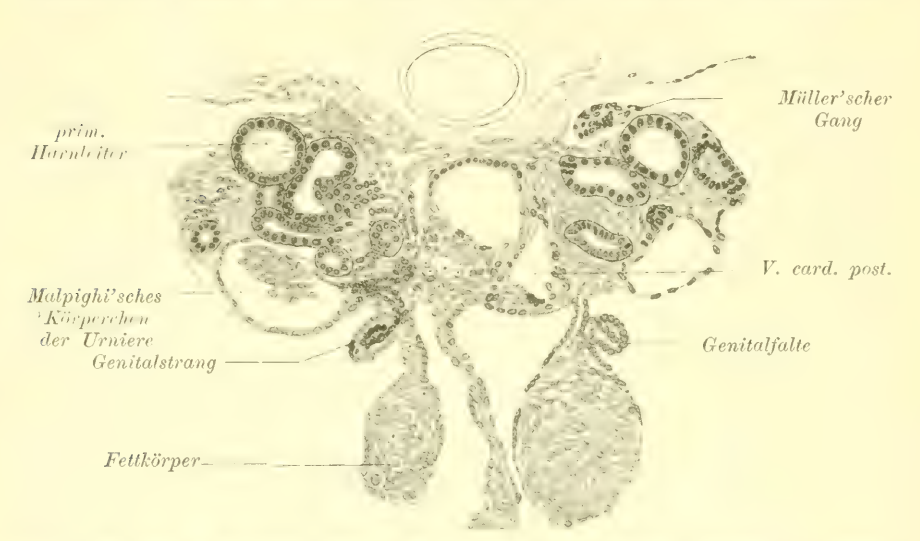


Fig. 431. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes eines Embryo von Ichthyophis glutinosa, nach SEMON (1892). Die Genitalfalte erscheint wie eine sekundäre Falte an der lateralen Seite des Fettkörpers. Von der BOWMAN'schen Kapsel des linken MALPIGHI'schen Körperchens geht ein Genitalstrang in die Genitalfalte.

später, wenn die Teilungen sich schneller folgen, liegen mehrere Genitalzellen in einer Follikelhülle und bilden die sogen. Genitalzellennester (Fig. 430).

Was das Verhältnis der Genitalzellen zur Genitalfalte anbetrifft, so kommen bei Anuren und Urodelen die Genitalzellen in beiden Seiten der Genitalfalte vor, wir können also hier das gesamte Epithel der Falte bis auf das des Stieles als Keimepithel bezeichnen (Fig. 429). Dagegen ist das Keimepithel von Ichthyophis auf einen kleinen Abschnitt der Genitalfalte beschränkt und zwar beim Weibchen nur auf dessen lateralen, beim Männchen auch auf den entsprechenden Abschnitt der medialen Fläche; die Genitalanlage erscheint bei beiden Geschlechtern wie eine sekundäre Falte, welche in der Mitte der lateralen Fläche der primären Genitalfalte entspringt und nach außen gerichtet ist (Fig. 431).

Die Genitalzellenzone erreicht nicht die gleiche Ausdehnung wie die Genitalfalte, sowohl am kranialen, wie am kaudalen Pol lassen sich an der letzteren von Genitalzellen freie Abschnitte nachweisen, so daß wir auch hier einen progonalen, einen gonalen und einen epigonalen Abschnitt unterscheiden könnten. Bei den Anuren entwickelt sich der progonale Abschnitt der Genitalfalte nicht zur Geschlechtsdrüse, bleibt aber als Fettkörper erhalten, der epigonale Abschnitt geht zu Grunde. Bei den Urodelen und Gymnophionen scheint ein progonaler Teil nicht zu existieren, dagegen ein epigonaler, welcher sich zur Fortsetzung des Fettkörpers umgestaltet. Bei den Gymnophionen ist das Verhältnis zwischen gonalem und epigonalem Teil so, daß beim Weibchen der gonale Teil das dritte und vierte, der epigonale Teil das fünfte Sechstel, beim Männchen der gonale Teil das dritte, der epigonale Teil das vierte und fünfte Sechstel der Urniere einnimmt (SEMON 1892).

In der noch indifferenten Keimdrüse treten frühzeitig eigentümliche Stränge auf, welche von der Basis der Genitalfalte zu deren Kuppe verlaufen (Urodelen und Anuren), resp. dahin, wo das Keimepithel sich entfaltet (Gymnophionen). Die Herkunft der Stränge ist noch nicht sichergestellt: HOFFMANN (1886), SEMON (1892), GEMMILL (1896) lassen diese Stränge in sehr früher Zeit aus den entsprechenden Urnierenkanälchen (Fig. 431), resp. deren Mutterboden, den Ursegmentstielen hervorgehen und diese Verbindung bei beiden Geschlechtern verschieden lang bewahren (s. unter Urogenitalverbindung); BOUIN (1900) dagegen leitet diese Stränge von dem mesenchymatischen Stromakern ab, innerhalb dessen sie unabhängig von den Urnierenkanälchen entstehen sollen. Aus den Verhältnissen bei erwachsenen Männchen sämtlicher Ordnungen und älterer weiblicher Larven von Ichthyophis ergiebt sich, daß diese Stränge in der That mit den MALPIGHI'schen Körperchen der Urnierenkanälchen, resp. deren Ueberresten in Verbindung stehen, die Angaben von HOFFMANN, SEMON und GEMMILL finden dadurch eine gewichtige Stütze und ich bezeichne deshalb diese Stränge als Genitalstränge der Urniere. Die Genitalstränge der Gymnophionen und der Urodelen sind entsprechend der segmentalen Anordnung sämtlicher (Gymnophionen) oder der am weitesten kranial gelegenen Urnierenkanälchen (Urodelen) segmental angeordnet. Die Genitalstränge der Anuren werden wie die Urnierenkanälchen stets dysmetamer angelegt. Die quer zur Längsachse der Niere verlaufenden Genitalstränge vereinigen sich unmittelbar neben der Niere durch Längskommissuren und bilden dadurch einen entlang der Niere verlaufenden Kanal, den „Nierenrandkanal“; aus dem Nierenrandkanal entspringen abermals quer verlaufende Stränge, aber in viel größerer Anzahl, jeder derselben tritt in die Basis der Genitalfalte ein, läuft auf den Ort des Keimepithels zu und tritt mit ihm an verschiedenen Stellen in Verbindung. Ueber weitere Schicksale der Genitalkanäle, über die Ausbildung des Centralkanales siehe unter Urogenitalverbindung und unter Centralkanal des Eierstockes und Hodens.

Die Differenzierung des Geschlechtes.

Die Differenzierung des Geschlechtes erfolgt einmal durch Umwandlung der Genitalzellen in Spermatogonien und Ausbildung der Hodenampullen bei den Männchen, Umwandlung der Genitalzellen in Eier und Ausbildung von Eifollikeln bei dem Weibchen, zweitens

durch die Art der Anlage der Genitalstränge, beim Männchen kräftig, beim Weibchen schwach und drittens durch das Auftreten des einheitlichen Centralkanales des Ovariums oder der Ovarialsäcke. Bei den Urodelen beginnt die Differenzierung früh; es kommt hier nicht zur Ausbildung großer Genitalzellennester in der indifferenten Keimdrüse, da bei dem Weibchen bereits nach wenigen Teilungen sich die Abkömmlinge einer isolierten Genitalzelle in Eizellen umwandeln und jede einzelne Eizelle ihr eigenes Follikelepithel erhält; während bei dem Männchen die Genitalzellen sich noch weiter vermehren und ohne Größenzunahme in Spermatogonien übergehen (Hoffmann 1886). Bei Anuren und Gymnophionen entwickeln beide Geschlechter große Genitalzellennester. Die Umwandlung der Genitalzellen in Eizellen oder Samenmutterzellen tritt spät auf; gewöhnlich ist die zunehmende Weite des Centralkanales des Ovariums oder der einzelnen Ovarialsäcke das erste Mittel, die Geschlechter zu trennen. Nach Bouin (1900) ist bei Quappen von Rana temporaria von 26 mm Länge das Geschlecht unsicher, bei solchen von 33 mm Länge sicher zu bestimmen.

Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zum Eierstock.

Bei der Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zum Eierstock werden einzelne Genitalzellen und ganze Genitalzellennester in die Tiefe gedrängt und durch Bindegewebe, welches in das Keimepithel einwuchert, voneinander geschieden. Die Genitalzellen beginnen ein außerordentliches Wachstum, ihr Protoplasma wird körnig, erscheint daher dunkler und umgiebt sich mit einer deutlichen Membran, noch mehr als der Zellleib wächst der Kern, in ihm treten nach und nach mehrere dicke Keimflecke auf, welche durch ein deutliches Chromatinnetz unter sich und mit der Kernmembran verbunden werden. Gleichzeitig mit den Genitalzellen resp. Eiern gelangen gewöhnliche Cölomzellen des Keimepithels mit in die Tiefe, sie vermehren sich sehr stark und bilden schließlich um jedes einzelne Ei eine kontinuierliche Schicht, das Follikelepithel; das Follikelepithel stammt also von dem Keimepithel ab. Die fertigen Follikel werden weiterhin von einer außerordentlich dünnen bindegewebigen Schicht umwachsen, welche die Theca folliculi liefert. Da wir nur ganz selten mehr als ein Ei innerhalb einer Follikelhülle finden, da ferner die Eier ihren Ursprung aus im Nest vereinigten Genitalzellen nehmen, frägt es sich, ob sich alle Zellen eines Nestes zu Eiern entwickeln und mit einer Follikelepithelhülle umgeben? Die Frage bestimmt zu beantworten ist nicht leicht. Daß mehrere Genitalzellen des gleichen Nestes zu ausgebildeten Eiern werden können, ist sicher, ebenso sicher ist, daß innerhalb eines Genitalzellennestes Zellen im Zerfall nachzuweisen sind, wie das auch schon Bouin (1900) angegeben hat; drittens kann man an jungen Eierstöcken mit Leichtigkeit Bilder erhalten, die sich als Eindringen von gewöhnlichen Epithelzellen zwischen die Genitalzellen eines Nestes deuten lassen, und endlich viertens trifft man im Genitalzellennest niemals Zellen an, welche als Uebergangsformen zwischen Genitalzellen und Follikelzellen gedeutet werden könnten, wie das Hoffmann (1886) nach Untersuchungen an Triton cristatus behauptet hat. Ich schließe aus diesen Thatsachen, daß die Genitalzellen eines Nestes sich entweder in Eier umwandeln oder zu Grunde gehen, sich

aber niemals in Follikelzellen rückdifferenzieren. Mit dieser Darstellung stehe ich in Widerspruch mit den präcisen Angaben einer ganzen Reihe von Forschern, welche Eizellen wie Follikelzellen sich auf ganz andere Weise entwickeln lassen. Nach NUSSBAUM (1880), HOFFMANN (1886) und GEMMILL (1896) entwickelt sich in einem Genitalzellennest eine bevorzugte Zelle zur Eizelle, die übrigen wandeln sich in Follikelzellen um; GEMMILL hat daneben allerdings beobachtet, daß bei Pelobates fuscus sich aus einem Nest 3, ja selbst 4 Eier entwickeln und daß sich in diesem Falle das indifferente Epithel der Umgebung an der Bildung der Follikelzellen beteiligt; GOETTE (1875), KNAPPE (1886), BATAILLON (1891), EISMOND (1897) lassen alle Zellen eines Nestes ein Syncytium bilden; die Kerne desselben treten zusammen, verschmelzen miteinander und bilden die sogen. maulbeerförmigen Kerne (GOETTE, BATAILLON, EISMOND), oder ein bevorzugter Kern wird zum Eikern, die anderen gehen zu Grunde (EISMOND) oder rücken an die Peripherie, lösen sich mit dem entsprechenden Protoplasmaabschnitt vom Syncytium los und werden zu Follikelzellen, während der im Centrum gelegene Kern mit der centralen Partie des Syncytiums zur Eizelle wird (KNAPPE 1886).

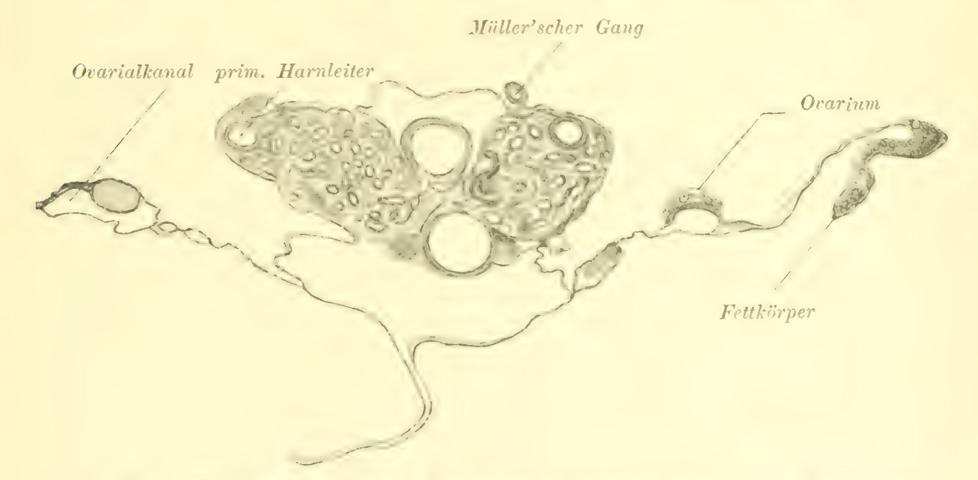


Fig. 432. Querschnitt durch das gesamte Urogenitalsystem einer älteren weiblichen Larve von Ichthyophis glutinosa, nach SEMON (1892). Vergr. 16:1. — Der Ovarialkanal entwickelt sich innerhalb der Genitalfalte, aber lateral zum Eierstock.

Ob sich die Zellen der Genitalstränge gleichfalls an der Bildung der Follikelzellen beteiligen (HOFFMANN 1886, SEMON 1892), ist nicht mit Bestimmtheit zu verneinen.

Wir hatten im Innern des gonalen Teiles der indifferenten Genitalfalte eine Reihe von Genitalsträngen angetroffen, die wahrscheinlich von den Urnierenkanälchen abstammen. Diese Genitalstränge gelangen bis an die Kuppe der Genitalfalte (Urodelen, Anuren), oder rücken an die Stelle derselben, welche das Keimepithel enthält (Gymnophionen); hier angelangt, treten sie bei den Urodelen und Gymnophionen an ihrem blinden Ende durch Längskommissuren untereinander in Verbindung und bilden so einen in der Genitalfalte verlaufenden Längskanal, den Centralkanal des Eierstockes. Von dem ausgebildeten Centralkanal lösen sich die Genitalstränge ab und

bleiben infolge der mächtigen Entfaltung der Genitalfalte als kurze Stränge zurück; man findet Reste von ihnen an der Basis der Falte in Zusammenhang mit dem Nierenrandkanal. Entsprechend der verschiedenen Lagerung des Keimepithels der Genitalfalte ist der Ort des Centralkanales bei Urodelen und Gymnophionen verschieden. Bei Urodelen ist er wirklich central innerhalb des Eierstockes gelegen, bei den Gymnophionen bleibt er an der Basis der sekundären Genitalfalte (Fig. 431) liegen und behält die Lage zeitlebens bei, so daß er hier nicht als centraler, sondern als lateraler Kanal erscheint (Fig. 432). Bei den Anuren bleibt die Bildung des Centralkanales aus, die Enden der Genitalkanäle erweitern sich und bilden Säcke, welche in der Genitalfalte in einer Reihe hintereinander gelegen sind, die centralen Ovarialsäcke. Die Zahl der Ovarialsäcke ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden, SPENGEL (1876) stellt folgende Zahlen zusammen: 3—4 Säcke bei Alytes, 5 bei Discoglossus, 6—8 bei Ixalus und Polypedates, 9—12 bei Pelobates, 9 bei Hyla, 15 bei Rana, bis zu 30 bei Bufo; die Zahl der Ovarialsäcke kann im Alter durch Verschmelzung mehrerer Säcke untereinander abnehmen.

Die Wand des Centralkanales und die Wände der Ovarialsäcke bestehen anfangs aus einem kubischen bis cylindrischen Epithel, infolge der zunehmenden Erweiterung flachen sich die Zellen aber immer mehr ab und werden schließlich vollständig platt. Die größeren Eier können sich in ihre Lichtung weit vorbuchten und sie schließlich bis zu einem minimalen Spaltraum zusammendrücken.

Während der Umwandlung zum Eierstock wird die Form der Genitalfalte umgestaltet. Ihr freier Rand wird bei Anuren und Urodelen wie eine Krause gefältelt; bei den Gymnophionen erscheint die Genitalfalte mehr als Aufhängeband des Fettkörpers, denn als Aufhängeband des Ovariums (Fig. 432), das Ovarium bildet an ihrer lateralen Wand einen langen Streifen; da die für eine Laichperiode bestimmten Eier alle in einer Linie liegen, wird der strangförmige Charakter des Ovariums noch erhöht.

Neben den sich zur vollen Reife entwickelnden Eiern bleiben unreife Eier und Genitalzellen für die folgenden Laichperioden aufgespart. Ueber den großen Eiern flacht sich das Keimepithel vollständig ab und bildet ein gewöhnliches einschichtiges Plattenepithel, zwischen zwei Eiern bleibt es in seiner ursprünglichen Form erhalten, ist also mehrschichtig, enthält Genitalzellen und steht an seiner basalen Seite mit jungen Eiern in Zusammenhang; so kommt es, daß das Keimepithel im reifen Eierstock auf einzelne Stellen, die Keimepithelinseln WALDEYER's (1870), beschränkt ist.

Die reifen Eier werden durch Platzen der äußeren Eierstockswand nach außen in die Bauchhöhle entleert und gelangen aus dieser nach vorn in das Ostium abdom. tubae, wimpernde Inseln des Cölomepithels beschleunigen diese Wanderung (SPENGEL 1876). Die Oeffnung in der Eierstockswand erscheint nicht als plötzlich auftretender Riß, sondern ist von langer Hand vorbereitet; BRANDT (1877) findet in der Laichzeit bei Rana temporaria über jedem noch in der Ovarialwand befindlichen reifen Ei eine rundliche Oeffnung, durch welche ein Teil der Eiperipherie sichtbar ist.

Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zu Hoden.

Die Genitalzellen bilden in der indifferenten Keimdrüse Nester, aus diesen entwickeln sich durch geringe Vergrößerung der einzelnen Genitalzellen und durch Vermehrung ihrer Zahl die Hodenampullen: einzelne kleinere Ampullen können dabei zu einer größeren verschmelzen (Bombinator, GOETTE 1875). Jede Genitalzelle wird zu einer Spermatogonie, zwischen den einzelnen Spermatogonien treten Zellen auf, welche den indifferenten Zellen des Keimepithels entsprechen und so den Follikelzellen des Weibchens homolog gesetzt werden können; diese indifferenten Zellen entstehen wahrscheinlich durch Einwanderung der indifferenten Zellen des Keimepithels in ein Genitalzellennest. Das Keimepithel erstreckt sich kontinuierlich entlang der ganzen Genitalfalte, infolgedessen liegen auch die einzelnen Genitalzellennester und die aus ihnen entstehenden Hodenampullen in kontinuierlicher Folge; doch lassen sich An- und Abschwellungen in der Genitalanlage nachweisen, welche bei Anuren und Urodelen verschwinden, bei den Gymnophionen (Ichthyophis) sich zu einer deutlichen Segmentierung entwickeln. Bei Ichthyophis werden (SEMON 1892) nur die zwischen zwei Genitalsträngen gelegenen Hodenampullen erhalten, die entsprechend den Genitalkanälen gelegenen bleiben von Anfang an in der Entwickelung zurück und verschwinden später ganz; dadurch zerfällt der ursprünglich einheitliche Hoden in eine Reihe von Einzelhoden, welche wie die Genitalkanäle segmentieren.

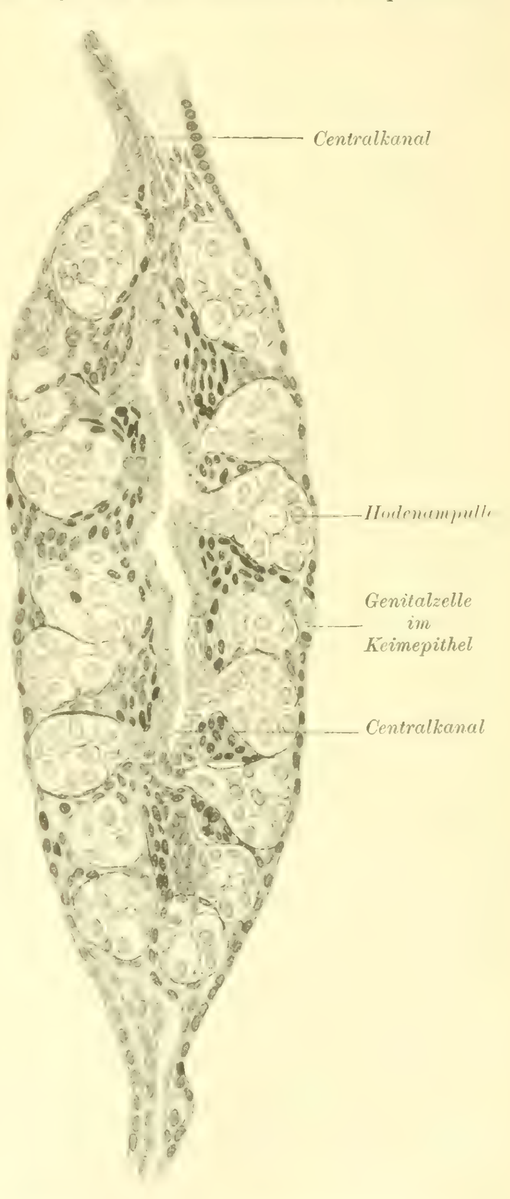


Fig. 433. Längsschnitt durch einen Einzelhoden einer Larve von Ichthyophis glutinosa, nach SEMON (1892). Vergr. 160 : 1.

Die Genitalstränge, welche wir schon in der indifferenten Keimdrüse sich anlegen sahen, wachsen in den Hoden ein, verzweigen sich und bilden durch Anastomosen einen Längskanal, welcher dem Centralkanal des Ovariums entspricht und deswegen als Centralkanal des Hodens zu bezeichnen ist. Der Centralkanal entwickelt sich bei den meisten Urodelen und Gymnophionen entlang dem ganzen Hoden, bei den Anuren kommt es bei den meisten Arten nicht zur Bildung eines Centralkanales, sondern es entsteht aus vielfach anastomosierenden Kanälchen das intratesticuläre Hodennetz. Die einzelnen Centralkanäle und das intratesticuläre Hodennetz können wieder neue Aeste treiben, die sogen. Hodenkanäle, und durch diese mit den Hodenampullen in Verbindung treten. Der Anschluß der Hodenampullen an den Centralkanal, resp. an die Hodenkanälchen leitet sich dadurch ein, daß sich zunächst Hodenampullen und Centralkanal resp. Hodenkanälchen aneinander legen; später bricht dann die sich erweiternde Lichtung des Centralkanales oder der Hodenkanälchen in die Hodenampullen durch (Fig. 433); was bei der Aushöhlung der Hodenampullen mit den central gelegenen Zellen geschieht, ist unbekannt, wahrscheinlich werden sie bei der langsamen Entwickelung der Lichtung und bei der allmählichen Ausdehnung der Hodenampullen mit zur Bildung der Wand verwendet; die Aushöhlung der Hodenampullen kann schon vor ihrer Verbindung mit dem Centralkanale selbständig eintreten.

Bei den Urodelen gruppieren sich die einzelnen Hodenampullen um den Centralkanal in verschiedener Art und Weise: bei Batrachoseps (SPENGEL 1876) sind die Hodenampullen radiär zu dem in der Mitte des Hodens gelegenen Centralkanal gestellt; bei Menobranchus (SPENGEL 1876) sind sie fächerförmig zu dem am Rande des Hodens gelegenen Centralkanal ausgebreitet; bei Salamandra, Triton und Siredon sind die kurzen kugeligen Ampullen längs der Aeste des ungemein reich verzweigten Sammelganges angeordnet. Zwischen diesen drei Formen des Urodelenhodens finden sich Uebergänge, selbst verschiedene Abschnitte desselben Hodens können eine verschiedene Lage des Centralkanales zeigen.

Bei den Gymnophionen liegt der Centralkanal in der Mitte des einzelnen Hodenabschnittes; die centrale Lage erhält er dadurch, daß das Keimepithel, welches in der indifferenten Drüse nur auf der lateralen Seite der Genitalfalte lag (Fig. 431), sich beim Männchen auch auf dem entsprechenden Abschnitt der medialen Seite entwickelt, dadurch wird der Centralkanal ringsum vom Keimepithel und seinen Produkten eingefaßt. Zwischen zwei Hodenabschnitten bleibt nach Rückbildung der Hodenampullen nur noch der Centralkanal übrig, er erscheint dann wie ein Faden, an dem die einzelnen Hoden der Länge nach perlenförmig aufgereiht sind.

Bei den meisten Anuren (Pseudophryne, Limnodynastes, Heliorana, Cryptotis, Alytes, Bufo und Bombinator) sitzen die kugeligen, durch Druck polyedrisch gewordenen Ampullen den Kanälen des intratesticulären Hodennetzes auf, wie Beeren einer Traube. Bei Bufo und Bombinater münden nicht alle Hodenampullen direkt in das Hodennetz, sondern erst durch Vermittelung einer benachbarten Ampulle, in welche sie durchbrechen (SPENGEL 1876). Bei Discoglossus entwickeln sich die Hodenampullen wahrscheinlich zu Schläuchen, welche den Hoden der Länge nach durchziehen und erst am vorderen

Ende desselben in ein schwach entwickeltes intratesticuläres Hodennetz einmünden (Spengel 1876). Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Rana, wo das intratesticuläre Hodennetz mit einem länglichen Sinus beginnt, von dem aus nach allen Seiten die schlauchförmigen Hodenampullen ausgehen.

Wie das am Eierstock der Fall war, finden sich auch am Außenepithel des Hodens selbst erwachsener Tiere noch Inseln von Keimepithel, von denen aus die Bildung neuer Genitalzellen und Genitalzellennester ausgeht.

Bei den Anuren finden sich in dem spärlichen Bindegewebe zwischen den einzelnen Hodenampullen Bindegewebszellen und Zellen, welche den interstitiellen des Amniotenhodens gleichen; bei Urodelen und Gymnophionen fehlen dieselben. Da Friedmann (1898b) bei Rana viridis zwischen den Bindegewebszellen und interstitiellen Zellen alle Uebergänge findet, leitet er die letzteren von den ersteren ab.

Entwickelung des Fettkörpers.

Der Fettkörper ist eine Bildung der Genitalfalte. Bei den Anuren wandelt sich der ganze progonale Teil der Genitalfalte in den Fettkörper um, bei den Urodelen erscheint er als mediale Nebenfalte der primären Genitalfalte, bei den Gymnophionen entwickelt sich die ganze Genitalfalte zum Fettkörper, und die Genitalfalte erscheint als Nebenfalte des Fettkörpers. Bei Urodelen sowohl wie bei Gymnophionen erstreckt sich die Anlage des Fettkörpers über die ganze Genitalfalte, bei den Anuren immer nur über den progonalen Teil derselben. Histogenetisch entsteht der Fettkörper durch Anhäufung von Bindegewebszellen, die sich zu Strängen anordnen können, und Umwandlung dieser in Fettzellen.

Zwitterbildungen.

Zwitterbildungen sind bei den Batrachiern eine häufige Erscheinung; sie werden am häufigsten, ihrem sonstigen Habitus nach, an männlichen Individuen beobachtet, doch kommen auch Zwitter mit weiblichen Charakteren vor. Die Zwitterbildung kann in doppelter Form auftreten, einmal können innerhalb eines Hodens deutlich Eier auftreten, oder es finden sich in einem Ovarium vereinzelte Hodenschläuche, andererseits können ganze Abschnitte der Keimdrüse sich geschlechtlich verschieden differenzieren, letzteres ist das Seltenere. Nach Pflüger (1882) ist der Hermaphroditismus bei Fröschen am häufigsten; während bei ausgewachsenen Tieren die Zahl der Männchen und Weibchen einander ungefähr gleichkommt, machen bei jungen Tieren die Weibchen 50 Proz. aus, die Zahl der Männchen schwankt und wird durch Hermaphroditen ergänzt; dabei ist anzunehmen, daß die meisten der letzteren sich später noch zu Männchen umgestalten. Diese männlichen Hermaphroditen werden bestätigt von Hoffmann (1886), Bourne (1881), Marshall (1884), Latter (1890), Cole (1895), Friedmann (1898). Weibliche Hermaphroditen, d. h. ein Tier mit einem Eierstock auf der einen und mit einem Hodenteil auf der anderen Seite, erwähnen Bourne (1884) und Marshall (1884), in letzterem Falle war links ein Ovarium und rechts ein Ovo-testis mit vorherrschend männlichem Charakter vorhanden, beiderseits waren aber die Eier größtenteils degeneriert. Endlich er-

wähnt Smith (1890) einen Fall von beiderseitiger Zwitterdrüse, rechts herrschte der männliche, links der weibliche Charakter vor. Ferner werden Zwitterbildungen bei Bufoniden als sehr häufig beschrieben Hoffmann (1886), Knappe (1886), Friedmann (1898), finden fast in jedem Hoden hier und dort zwischen den Hodenschläuchen selbst vollständig ausgewachsener Männchen große, in Rückbildung befindliche Eier eingestreut. Die Eier sollen nach Friedmann nicht nur intertubulär, sondern auch intratubulär auftreten, so daß man annehmen muß, daß aus einem Genitalzellennest sich gleichzeitig Eier und Spermatogonien differenzieren können. Hoffmann (1886) behauptet, auch im echten Eierstock von Bufo während der Entwickelung rudimentäre Hodenschläuche beobachtet zu haben, die dann in dem vollkommen ausgewachsenen Eierstock verschwinden; doch werden diese Angaben von keiner Seite bestätigt. Bei Pelobates fuscus fand Spengel (1876) die linke Hälfte des linken Hodens durch zwei Eierstocksfächer ersetzt, deren Eier wie bei einem Weibchen schwach pigmentiert waren und durchaus die Größe reifer Eier besaßen. Bei Triton taeniatus fand Lavalette (1895) jederseits lateral vom Hoden einen großen Eierstock, innerhalb des Hodens selbst aber keine Spur von Eiern.

Mit einer Zwitterdrüse darf das sogen. Bidder'sche Organ der Kröten nicht verwechselt werden.

Das Bidder'sche Organ.

Das Bidder'sche Organ (Spengel 1876), ist ein nur bei Bufoniden vorkommendes Organ, das sich sowohl beim Männchen als beim Weibchen regelmäßig zwischen Fettkörper und Keimdrüse entwickelt. Da auch der Fettkörper aus der Genitalfalte sich entwickelt, muß das Bidder'sche Organ gleichfalls aus einem Abschnitt der Genitalfalte hervorgehen. In der That unterscheidet es sich in der ersten Anlage von der eigentlichen Geschlechtsdrüse nur dadurch, daß es ihr in der Entwickelung etwas vorauseilt und daher auch makroskopisch sich als eine etwas verdickte Partie der Genitalfalte kenntlich macht. Der histologische Bau des sich entwickelnden Organes ist der gleiche wie der der nachfolgenden eigentlichen Geschlechtsdrüse. Wir haben das gleiche Stroma, das gleiche Keimepithel und auch die gleichen Genitalstränge; letztere allerdings nur bei Bufo variabilis; bei Bufo vulgaris und calamita fehlen sie (Knappe 1886). Vom Keimepithel aus entwickeln sich, genau wie in der echten Drüse, Genitalzellennester, nur daß die Bildung früher eintritt und keine so großen Dimensionen annimmt; aus den Genitalzellennestern gehen vergrößerte Zellen hervor, welche sich mit einem deutlichen Follikelepithel umgeben, nach der oben dargestellten Entwickelung der differenten Keimdrüse müssen wir diese vergrößerten Zellen als Eizellen bezeichnen, die Eizellen kommen aber niemals zur Ausbildung, sie bilden weder Dotterschollen aus, noch werden sie pigmentiert (Spengel 1876). Eigentliche Hodenampullen kommen nicht zur Entwickelung; Hoffmann (1886) beschreibt zwar typische Hodenschläuche innerhalb des Bidder'schen Organes sowohl beim Männchen als beim Weibchen, doch werden seine Angaben durch die genauen Untersuchungen Knappe's nicht bestätigt. Bei älteren Tieren tritt im Stroma wie beim Weibchen sogar eine Lichtung (Centralkanal?) auf (Bidder 1876, Marshall 1884, Knappe 1886), welche den weiblichen Charakter

der ganzen Bildung noch mehr verstärkt. Die rudimentären Eier werden nicht ausgestoßen, sondern degenerieren: dadurch müßte eine allmähliche völlige Verödung des ganzen Organes eintreten, wenn nicht auch hier, wie in der echten Keimdrüse, an der Oberfläche des Organes das Keimepithel erhalten bliebe und mit seinen Genitalzellen immer wieder für Nachschub sorgte. Bei den Männchen bleibt das Organ zeitlebens erhalten, bei den Weibchen verschwindet es, bei Bufo variabilis nach der ersten Laichperiode, bei Bufo calamita erst im zweiten Lebensjahr; bei Bufo vulgaris verschwindet das Bidder-sche Organ im Frühjahr vollständig, tritt aber im Juni, und zwar, wie es scheint, regelmäßig wieder auf, indem der ganze Entwickelungsprozeß noch einmal rekapituliert wird (Knappe 1886).

Die Deutung des Bidder'schen Organes ist nicht mit Sicherheit zu geben. Dem ganzen Bau nach würde es ohne weiteres als rudimentäres Ovarium zu bezeichnen sein (Jakobson 1828, v. Wittich 1853, v. Lavalette, Bourne 1884 und Marshall 1884), doch spräche gegen diese Deutung sein Vorkommen auch im weiblichen Geschlecht, und vor allem die bei Bufo vulg. festgestellte regelmäßige Erneuerung des Organes bei Beginn einer Laichperiode; wir müßten denn annehmen, daß bei den Weibchen neben dem funktionierenden Eierstock ein rudimentärer Eierstock vorkäme, der neben dem funktionierenden in irgend welcher Weise seine Thätigkeit ausübte. Noch mehr wird die Deutung als rudimentäres Ovarium zurückgewiesen, wenn das Bidder-sche Organ auch bei echten Zwittern vorkommt, die auf beiden Seiten Hoden und Eierstock entwickeln, bei ihnen haben Spengel (1876) in einem, Knappe (1886) aber in 10 Fällen die Anwesenheit des Bidder-schen Organes festgestellt; Knappe fand nicht bloß ein Biddersches Organ jederseits, sondern zwei, das eine vor dem Eierstock, das andere vor dem Hoden gelegen. Diese Beobachtungen zeigen schlagend, daß wir es im Bidder'schen Organ nicht bloß mit einem rudimentären Eierstock zu tun haben. Bidder (1846), der zunächst nur das Vorkommen des Organes beim Männchen kannte, hält es für eine auf früher Entwickelungsstufe stehen gebliebene Hodenabteilung. Spengel (1876) erweitert dann diese Auffassung, indem er von einem vorbereitenden Geschlechtsorgan bei beiden Geschlechtern spricht. Dieser letzten Auffassung gegenüber ist festzustellen, daß das Bidder'sche Organ als vorbereitendes Geschlechtsorgan in irgend welcher Verbindung mit dem Hauptorgan stehen müßte; eine solche Verbindung ist aber nicht nachzuweisen.

Wir können also mit unseren gegenwärtigen Kenntnissen eine befriedigende Deutung des Bidder'schen Organes nicht geben.

10. Die Geschlechtsdrüse der Reptilien.

Indifferente Keimdrüse.

Auch die Genitalzellen der Reptilien zeichnen sich durch bedeutende Größe des Zellleibes, großen Kern und geringe Färbbarkeit beider aus. Braun (1878) findet bei einem Blindschleichenembryo von 8—9 mm Körperlänge die Genitalzellen im Durchschnitt 17—21 μ groß, die Kerne messen 10—12 μ, während die Kerne der benachbarten Cölomzellen höchstens 8 μ groß sind; bei einem Embryo von Lacerta agilis, ein Tag nach der Eiablage untersucht, betrug der Durchmesser der Genitalzellen 17 μ, der ihres Kernes 8 μ, die Kerne

der Cölomzellen dagegen erreichten nur 5 bis höchstens 7 μ. Der Mutterboden der Genitalzellen ist — soweit bis jetzt die Untersuchungen reichen — das Cölomepithel zwischen rudimentärem Nephrostom und Radix mesenterii, d. h. das Cölomepithel auf der medialen Fläche der Urnierenfalte (Fig. 434), einzelne Zellen desselben

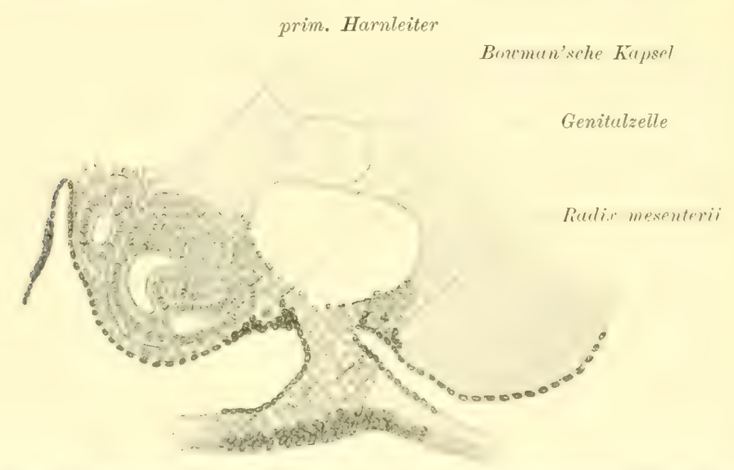


Fig. 434. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta agilis, dem Eileiter entnommen, 6—8 mm lang, nach BRAUN (1878). Vergr. 190:1. — In der Gegend zwischen Nephrostom des Urnierenkanälchens und Radix mesenterii tritt eine Verdickung des Cölomepithels auf; zwischen den vergrößerten Cölomzellen liegt eine Genitalzelle.

wandeln sich allmählich in die größeren Genitalzellen um, als Beweis dienen eine Reihe von Zwischenstufen, welche man sich leicht zwischen einer gewöhnlichen Cölomzelle und einer Genitalzelle aus jeder Serie zusammenstellen kann. Die Möglichkeit einer Wanderung der Genitalzellen ist aber auch hier nicht ganz ausgeschlossen. Ich stütze mich dabei auf eine Beobachtung von HOFFMANN (1889) an Lacerta agilis, wo sich außer in der oben begrenzten Genitalregion noch Genitalzellen in der benachbarten Splanchnopleura fanden; diese extraregionären Genitalzellen verschwinden später, ob durch Untergang, ob durch Umwandlung in gewöhnliche Cölomzellen oder ob durch Vollendung ihrer Wanderung bis zur Genitalregion, ist natürlich nicht zu sagen. Ich stütze mich ferner auf eine Angabe von ALLEN (1904), welcher bei einem 3 mm langen Embryo von Trionyx Genitalzellen vom Entoderm entlang der Splanchnopleura bis zum inneren Leibeshöhlenwinkel antraf und die verschiedenen Fundorte als Stationen einer Wanderung auffaßt.

Die ersten Genitalzellen findet BRAUN (1878) bei Anguis fragilis in Embryonen, deren größte Länge zwischen 8 und 9 mm schwankt (v. MIHALKOVICS 1885) bei Lacerta agilis in Embryonen von 4—5 mm Länge. Ihr Auftreten fällt zeitlich mit der ersten Anlage der Urnierenkanälchen zusammen. Mit dem Auftreten der Genitalzellen vergrößern sich auch die angrenzenden Cölomzellen, die abgeplatteten Kerne derselben werden rund und der Zellleib kubisch (Fig. 434). Die vergrößerten Cölomzellen bilden in ihrer Gesamtheit entlang der dorsalen Leibeswand einen Streifen, den Keimepithelstreifen.

Sobald sich infolge der Entfaltung der einzelnen Urnierensegmente die Urnierenfalte deutlich ausgebildet hat, liegt der Keimepithelstreifen an ihrer medialen Seite nahe der Basis, beginnt etwas hinter dem kranialen Urnierenpol (die Stelle fällt mit der kaudalen Lebergrenze zusammen) und reicht bis an das kaudale Ende der Leibeshöhle (BRAUN 1878). Anfangs ist die Zahl der Genitalzellen eine beschränkte, sehr bald vermehren sie sich aber, sowohl durch Teilung als durch fortgesetzte Umwandlung indifferenter Cölomzellen zu Genitalzellen.

Mit der Zunahme der Genitalzellenzahl beginnt bei Embryonen von Lacerta agilis von 6—7 mm Länge (v. MIHALKOVICS 1885) die Anlage der Genitalfalte. Sie besteht von Anfang an aus einem centralen Stroma und einem Keimepithelüberzug; das Keimepithel dehnt sich über die ganze Falte aus, ist aber an der Kuppe am stärksten entwickelt und bildet hier mehrere übereinander geschichtete Zellenlagen (Fig. 435). Die Genitalfalte hängt anfangs an der medialen Seite der Urnierenfalte (Fig. 435), mit zunehmender Entwickelung wird sie aber selbständig und erscheint als eine zweite Falte medial von der letzteren. Die Genitalfalte ist anfangs sehr lang, später verkürzt sie sich durch Rückbildung derjenigen Teile, welche einem progonalen und epigonalen Abschnitt entsprächen. Bei Lacerta agilis

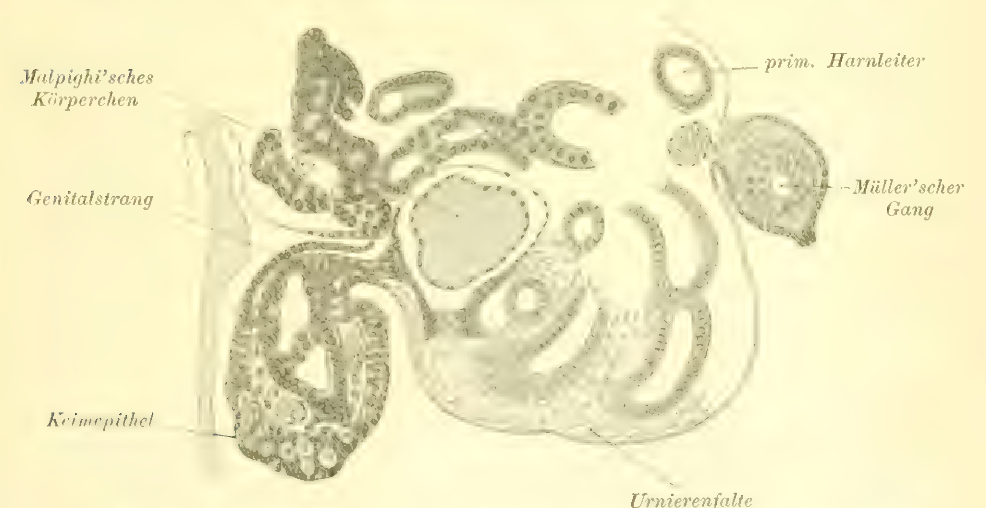


Fig. 435. Querschnitt durch die Urniere und Keimdrüse eines Embryo von Platydactylus facetanus, 13 mm Scheitel-Afterlänge, nach BRAUN (1878). — Die Genitalfalte erscheint noch als Anhang der Urnierenfalte. Das Keimepithel ist hauptsächlich an ihrer Kuppe entwickelt. Von der BOWMAN'schen Kapsel des MALPIGHIschen Körperchens wächst ein Genitalstrang in die Genitalfalte ein. Der MÜLLER'sche Gang liegt in der Tubenfalte.

erstreckt sich die Falte anfangs über 10—11 Segmente, genau soweit als ursprünglich der Keimepithelstreifen reichte, dann bei älteren Embryonen über 5—6 und schließlich nur noch über 2—3 Segmente (HOFFMANN 1889). Bei Emys europaea reicht die Genitalfalte bei Embryonen von 10,5 mm Länge von dem Ursprung der Arteria omphalomesenterica in der Höhe des 9. Spinalganglion bis zum 16. Spinalganglion dorsalwärts von der Kloake gelegen; bei einem

Embryo von 10,5 mm verkürzt sich die Falte auf die Strecke vom 10.—15. Spinalganglion (Poll 1904); dabei schwindet die Genitalfalte vor den Genitalzellen, d. h. nach Rückbildung der Genitalfalte bleiben Genitalzellen noch in der dorsalen Leibeswand übrig.

Die Genitalfalte ist von Anfang an langgestreckt spindelförmig, weil sie in ihrer Mitte an Höhe und Breite stärker zunimmt als am vorderen und hinteren Ende; kranialwärts nimmt sie ziemlich jäh, kaudalwärts ganz allmählich ab.

Noch im indifferenten Stadium der Keimdrüse wachsen bei Lacerta, Anguis fragilis und Platydactylus facetanus von den Bowman'schen Kapseln der benachbarten Malpighi'schen Körperchen der Urniere solide Stränge, die Genitalstränge, in die Genitalfalte ein (Fig. 435). Diese Malpighi'schen Körperchen liegen in dem Genitalabschnitt der Urniere, und zwar in einer Reihe nahe dem lateralen Rande der Genitalfalte; die Stelle des Malpighi'schen Körperchens, welche der Basis der Genitalfalte am nächsten liegt, bildet den Ausgangspunkt für den Genitalstrang; von hier läuft derselbe zunächst horizontal gegen die Medianlinie, biegt dann knieförmig um und gelangt in die Genitalfalte (Fig. 435). Da die Malpighi'schen Körperchen in dichter Folge liegen, kommen auch die einzelnen Genitalstränge in unmittelbare Nachbarschaft zu einander und bilden gleichsam eine sich in die Mitte der Genitalfalte einsenkende Scheidewand. Jeder Genitalstrang verbindet sich an seinem Knie oder in dessen unmittelbarer Nähe durch mehrere Sprossen mit seinem Vorgänger und Nachfolger, so daß in der Basis der Genitalfalte eine Längsverbindung auftritt, welche aus einem langgestreckten Netz besteht, das Netz würde das Homologon für den Nierenrandkanal darstellen. Von demselben gehen dann die einzelnen Genitalstränge bis an die Kuppe der Genitalfalte und kommen hier in innigste Berührung mit dem Keimepithel. Infolge davon wird die vorher bestandene scharfe Grenze des letzteren gegen das Stroma vollständig verwischt (Fig. 436)

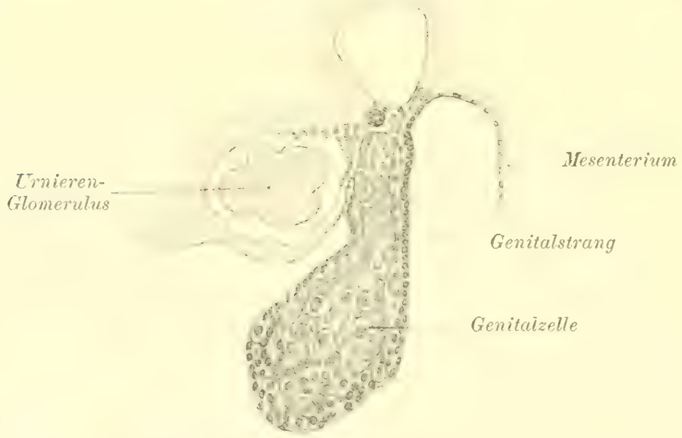


Fig. 436. Querschnitt durch die Genitalfalte eines Embryo von Anguis fragilis, nach Braun (1878). — Fast die ganze Genitalfalte wird von dem Genitalstrang eingenommen. Von der Kuppe der Falte aus erfolgt eine massenhafte Einwanderung von Genitalzellen in den Genitalstrang.

und gleichzeitig das Stroma verdrängt. Ist die Verbindung zwischen Genitalstrang und Keimepithel hergestellt, wandern die Genitalzellen aus dem letzteren aus, liegen teilweise frei in dem Stroma, teils innerhalb der Genitalstränge (Fig. 436, BRAUN 1878). Ob dieses Einwandern der Genitalzellen wirklich ein Einwandern ist, oder ob es sich nicht um Keimepithelstränge handelt, welche sich sekundär mit den Genitalsträngen verbinden, ist schwer zu entscheiden: gegen die Bildung von Keimepithelsträngen sprächen die frei, ohne Umhüllung mit gewöhnlichen Cölomzellen im Stroma vorkommenden Genitalzellen. Bei den Schlangen kommt es im Stadium der indifferenten Keimdrüse nur zum Vordringen der Genitalstränge bis zur Basis der Genitalfalte, dagegen höhlen sich diese Stummel sehr frühzeitig aus.

Geschlechtsdifferenzierung.

Die Geschlechtsdifferenzierung setzt bei Eidechsen und Blindschleichen ein: einmal mit der Bildung einer Lichtung in den Genitalsträngen und zweitens mit einer Vermehrung ihrer Zahl. Beide Erscheinungen kommen lediglich den Männchen zu, beim Weibchen bleiben sie aus. Bei den männlichen Schlangen erfolgt die Geschlechtsdifferenzierung durch die Ausbildung eines Nierenrandkanales und durch Einwachsen der Genitalstränge in die Genitalfalte, beim Weibchen bleiben die Genitalstränge so rudimentär wie in der indifferenten Keimdrüse. Vor der Differenzierung in der Keimdrüse selbst kommt es gewöhnlich zur Differenzierung des Geschlechtes durch eine stärkere Entwickelung der Penispapille beim Männchen.

Eine auffallende, von Anfang an zu beobachtende Differenzierung der beiden Geschlechter glaubt BRAUN (1878) bei der Natter behaupten zu können, er traf hier die Genitalzellen beim Männchen durchgehends kleiner als beim Weibchen.

Entwickelung des Eierstockes.

Die Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zum Eierstock besteht zunächst in Veränderungen im Keimepithel. Bei den Lacertiliern



Fig. 437. Querschnitt eines Ovarium von einem 12 mm langen Embryo von Lacerta agilis, bei dem die erste Spur der Pigmentierung in der Epidermis auftritt, nach BRAUN (1878). Vergr. 190 : 1. — Der Embryo ist gleichalterig mit dem, welcher der Fig. 439a zu Grunde gelegen hat. Das Keimepithel zieht sich auf beide Seiten der Genitalfalte zurück, die Faltenkuppe wird vom gewöhnlichen Cölomepithel bedeckt. Die Genitalstränge sind nur noch in der Faltenbasis vorhanden.

(LEYDIG 1872) und der Blindschleiche (BRAUN 1878) teilt sich das Keimepithel dadurch in zwei Keimlager, daß an der Kuppe der

Genitalfalte sich das Keimepithel wieder in ein einfaches Epithel zurückbildet (Fig. 437); die beiden Keimlager verdicken sich polsterartig und bilden ein mehrfach geschichtetes Epithel. Bei den Geckotiden (Fig. 435) und den Schlangen bleibt umgekehrt das Keimepithel an der Kuppe erhalten, verliert sich aber dorsalwärts an beiden Seiten gegen die Basis zu (Braun 1878). Sind die Keimlager abgegrenzt, setzt die Umbildung der Genitalzellen in Eier ein und zwar in ganz typischer Form: die Bildung erfolgt periodisch und in jeder Periode wird entsprechend einem bestimmten Abschnitt der Keimdrüse immer nur ein Ei zur vollen Reife entwickelt, die anderen bleiben auf einer früheren Entwickelungsstufe zurück. Bei den Echsen geht die Follikelbildung sowohl von dem lateralen wie dem medialen Keimlager aus und zwar von beiden an einem bestimmten Punkte, der durch das ganze Ovarium derselbe ist, so daß wir von einer lateralen und medialen Follikelbildungslinie sprechen können (Fig. 438). Ent-

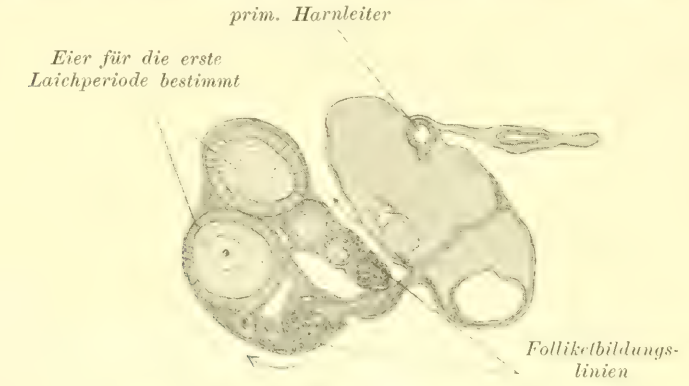


Fig. 438. Querschnitt des Eierstockes einer einjährigen Lacerta agilis, nach Braun (1878). Vergr. 75:1. — In der Höhe der Follikelbildungslinien sind auf beiden Seiten der Genitalfalte Pfeile eingetragen, welche den Weg der wandernden jungen Eier bis zur Faltenkuppe angeben.

sprechend dieser Linie wächst das Keimepithel strangförmig in das Stroma ein, die Genitalzellen treten nacheinander in die Stränge ein, umgeben sich hier mit einem Follikelepithel, schnüren sich allmählich von dem Mutterboden ab und werden durch neue jüngere Eizellen der Faltenkuppe zugedrängt (Braun 1878). Wir sehen dann an der Faltenkuppe (Fig. 438) jeweilen die ältesten Eier in zwei Reihen angeordnet und von da jederseits auf dem Weg zu der Follikelbildungslinie alle Zwischenstufen bis zur einfachen Genitalzelle im Keimzellenlager. Bei den Geckotiden und Schlangen, wo wir nur ein mittleres Keimlager an der Faltenkuppe haben, bildet sich auch nur eine Reihe großer Eier aus.

Erst wenn die Eier zur vollen Größe heranwachsen, wird die regelmäßige Lagerung dadurch gestört, daß die reifen Eier in besondere, gestielte Ausbuchtungen der Genitalfalte zu liegen kommen und der dünne und ziemlich lange Stiel alle möglichen Lagerungen erlaubt.

Um die sich vergrößernden Genitalzellen ordnen sich noch innerhalb des Keimlagers die gewöhnlichen Cölomzellen radiär an und können da schon eine mehrfache Schicht bilden, dann wächst Binde-

gewebe an den Grenzen des jungen Follikels in das Keimlager ein, bildet eine Theca und trennt den Follikel von seinem Mutterboden ab. Die Follikelzellen sind also sicher Abkömmlinge des Cölomepithels.

Das Stroma verdickt sich, enthält Gefäße und bildet schließlich bei Echsen und Schlangen einen großen Spaltraum aus, der bei den Krokodilen (RATHKE 1866) fehlt. Die Entwickelung dieses Spaltraumes ist nicht mit Sicherheit festgestellt, voll ausgebildet erscheint er als ein großer Lymphraum. Da die Eier vom Keimepithel aus zunächst stromawärts gebildet werden, stoßen dieselben an diesen Hohlraum und buchten ihn schließlich ein.

Die Genitalstränge, welche bei den Echsen bis an das Keimepithel herangewachsen waren, verkümmern und bleiben bis zum ersten Winterschlaf in Resten erhalten, nach demselben sind sie verschwunden. Bei den Schlangen kommt es bei den Weibchen gar nicht erst zu einem Auswachsen der Genitalstränge in die Genitalfalte.

Im Eierstock bleiben die Keimlager zeitlebens erhalten, bei älteren Eidechsen beschränken sie sich auf das hintere Ende des Eierstockes; in ihnen findet mit Ausnahme von Herbst und Winter stets eine Bildung von Eifollikeln statt, nur bei ganz alten Tieren schwindet schließlich das Keimepithel an der Oberfläche und damit die Möglichkeit, neue Genitalzellen und aus ihnen neue Follikel zu bilden.

Entwickelung des Hodens.

Die Umwandlung der indifferenten Keimdrüse zum Hoden setzt bei den Echsen mit der Vermehrung und Aushöhlung der Genitalstränge, bei den Schlangen mit ihrem Einwachsen in die Genitalfalte ein; da bei den Schlangen die Genitalstränge noch im indifferenten

a



b



Fig. 439a. Querschnitt durch den Hoden eines 12 mm langen Embryo von Lacerta agilis, nach BRAUN (1878). Vergr. 190:1. — Das Keimepithel auf der Oberfläche der Genitalfalte ist fast vollständig zurückgebildet. Die Genitalfalte ist mit Hodenschläuchen ausgefüllt, in deren Wandung Genitalzellen eingestreut sind. Der Embryo ist gleichalterig wie der weibliche Embryo der Fig. 437.

Fig. 439b. Querschnitt durch den Hoden eines völlig ausgebildeten Embryo von Anguis fragilis kurz vor dem Ausschlüpfen, nach BRAUN (1878).

Zustand sich aushöhlen, so sind auch ihre in die Genitalfalte vordringenden Abschnitte von Anbeginn an hohl. Gleichzeitig mit dem Einwachsen der Genitalstränge in die Genitalfalte erfolgt ihre Verbindung untereinander. Braun (1878) kann nicht bestimmt angeben, ob ein durchgehender Längskanal entsteht, auf jeden Fall bildet der kontinuierliche oder diskontinuierliche Kanal das Homologon des Nierenrandkanales.

Wir haben oben festgestellt, daß die Genitalstränge mit den Eizellenlagern in Verbindung treten und daß durch diese Verbindung Genitalzellen in diese übertreten. Die Art und Weise dieses Uebertretens ist noch nicht vollständig klargestellt. Braun (1878) nimmt ein einfaches Einwandern der nackten Genitalzellen in das Stroma und aus diesem in die Genitalschläuche, die jetzt Hodenschläuche zu nennen wären, an, doch ist nach Analogie der Entwickelung der Hoden anderer Wirbeltiere eine Bildung von soliden Epithelsträngen aus dem Keimepithel nicht von der Hand zu weisen, so daß die Hodenkanälchen an der Faltenkuppe vom Keimepithel an der Faltenbasis von der Urniere geliefert würden. Wie auch die spätere Entscheidung dieser Frage fallen wird, das Endresultat des Prozesses ist auf jeden Fall das: die Genitalfalte wird vollständig mit Hodenschläuchen angefüllt. Die Hodenschläuche lassen sich nach ihrem Gehalt in zwei Gruppen scheiden, eine dorsale an der Basis der Genitalfalte ohne und eine ventrale mehr nach der Kuppe der Genitalfalte zu mit Genitalzellen (Fig. 439a und b).

Das ehemalige Keimepithel nimmt mit zunehmendem Wachstum der Drüse successive an Mächtigkeit ab und wird schließlich lange vor dem Ausschlüpfen des Embryos zu einem gewöhnlichen Cölomepithel umgewandelt; sämtliche Genitalzellen haben das Keimepithel verlassen und sind in das Stroma übergetreten.

Geschlechtsdrüse der Vögel.

Indifferente Keimdrüse.

Die Genitalzellen der Vögel sind große blasenförmige, anfangs von Dotterplättchen erfüllte Zellen mit großem blassen Kern, 4- bis 5mal größer als eine gewöhnliche Cölomzelle; ihr Zellleib mißt zwischen 15 und 18 μ, ihr Kern 9 μ (Waldeyer 1870, Hoffmann 1892). Beim Hühnchen findet sie Nussbaum (1880) bereits am zweiten Bebrütungstage, während Keibel und Abraham (1900) sie frühestens bei Embryonen mit 22—23 Ursegmentpaaren sahen; bei Embryonen mit ca. 23 Ursegmentpaaren von Haematopus ostralegus, Sterna paradisea und Gallina chloropus sind nach Hoffmann (1892) Genitalzellen vorhanden; bei Melopsittacus undulatus weist sie Abraham (1901) am 3. Tage bei Embryonen mit 34 Ursegmentpaaren nach. Die ersten Genitalzellen liegen zunächst extraregionär in der Splanchnopleura und rücken erst zwischen dem 2. und 4. Tage der Bebrütung in die regionäre Lage ein, d. h. an die mediale Fläche des vorderen Urnierenabschnittes. Hier nimmt ihre Zahl fortwährend zu; trotzdem ist in diesen Tagen keine Teilung an ihnen festzustellen; ihre Vermehrung muß also aus anderer Quelle erfolgen. Nusbaum (1901) nimmt deswegen auch für das Hühnchen eine Wanderfähigkeit der Genitalzellen an und ist geneigt, nach Analogie der Verhältnisse bei Anamniern auch die Genitalzellen der Vögel für Elemente sui

generis zu halten, die nichts mit den Cölomzellen zu thun haben. Für die Wanderfähigkeit der Genitalzellen sprechen fernerhin eine Reihe von Einzelbeobachtungen, SCHMIEGELOW (1892) findet die ersten Genitalzellen nicht nur im Epithel der Genitalregion, sondern auch in dem retroperitoneal gelegenen Mesenchym, SEMON (1897) erwähnt Genitalzellen in dem an die Genitalregion abgrenzenden Abschnitt, besonders im Epithel des Mesenteriums, HOFFMANN (1892) konstatiert genitalzellenähnliche Gebilde bei den Embryonen oben genannter Arten mit 23 Ursegmentpaaren zwischen den Zellen der Splanchnopleura, zwischen Splanchnopleura und Entoderm, im Entoderm und endlich im Dotter des Keimwalles, später findet er sie wie SCHMIEGELOW im retroperitonealen Stroma dorsal von der Radix mesenterii. Hierzu kommt andererseits, daß zur Zeit des ersten Auftretens der Genitalzellen und noch in dem Stadium der Wanderung keine Uebergangsformen zwischen gewöhnlichen Cölomzellen und Genitalzellen zur Beobachtung gelangen (PRENANT, HOFFMANN 1892), eine Tatsache, welche ich bestätigen kann. Die Anwesenheit von Genitalzellen an verschiedenen Stellen des Embryo, welche alle als Etappen einer bestimmten Wanderung aufgefaßt werden können, zweitens die Vermehrung der Zahl der Genitalzellen, ohne daß anfangs Teilungsfiguren an ihm zu beobachten sind und ohne daß sich Uebergangsformen zwischen gewöhnlichen Cölomzellen und Genitalzellen auffinden lassen, geben uns ein Recht, die Abstammung der Genitalzellen von besonderen Zellen und ihre Einwanderung in die Genitalregion als möglich hinzustellen. Damit ist aber nur die Herkunft der ersten Genitalzellen bestimmt, später lassen sich nicht nur häufig Kernteilungsfiguren in den Genitalzellen nachweisen, man kann auch fast aus jeder Serie alle Uebergangsformen zwischen einer gewöhnlichen Cölomzelle und einer Genitalzelle mühelos zusammenstellen. Ich nehme deswegen die Herkunft der Genitalzellen der Vögel aus drei Quellen an: Erstens, aus sehr früh, vielleicht schon bei der Furchung ausgeschiedenen Elementen, zweitens durch Umwandlung gewöhnlicher Cölomzellen und drittens durch Teilung der auf den beiden ersten Wegen entstandenen Genitalzellen.

Sind alle Genitalzellen in der Genitalregion angelangt, resp. angelegt, tritt diese bei Hühnerembryonen mit ca. 38 Ursegmentpaaren, in der 70. Bebrütungsstunde (KEIBEL und ABRAHAM 1900) als ein deutlich verdickter bandartiger Streifen an der medialen Seite der vorderen Urnierenhälfte hervor (Fig. 440), welcher sich anfangs, bei jungen Embryonen, über den Raum von 7, dann über den von 5 und endlich nur noch über den von 4 Spinalganglien erstreckt (HOFFMANN 1892). Der Streifen setzt sich gegen das übrige niedrige einschichtige Epithel der Urnierenfalte außer durch den Gehalt an Genitalzellen dadurch ab, daß seine Zellen kubisch bis cylindrisch werden und zweitens in mehrfacher Schicht liegen. In diesem Keimepithel können die Genitalzellen bald einzeln, bald in Nestern gefunden werden.

Unter dem Keimepithel verdickt sich das Stroma, von den BOWMAN'schen Kapseln der benachbarten MALPIGHI'schen Körperchen wachsen Genitalstränge in dasselbe ein (Fig. 440) und so entsteht frühestens bei Embryonen mit 44 Ursegmentpaaren ein kleiner mit einer Kuppe gegen die Radix mesenterii gewandter Hügel (WALDEYER 1870), die erste Anlage der Genitalfalte (Fig. 440). Mit ihrem Auf-

treten beginnt auch die Einwanderung von Genitalzellen in das unterliegende Stroma. Die ersten von ihnen wandern als nackte Zellen, die späteren umgeben von gewöhnlichen Cölomzellen, ein; die Wanderungsrichtung der nackten Genitalzellen ist für mich nicht ganz sichergestellt, es kann sich bei ihnen ebensogut um Nachzügler

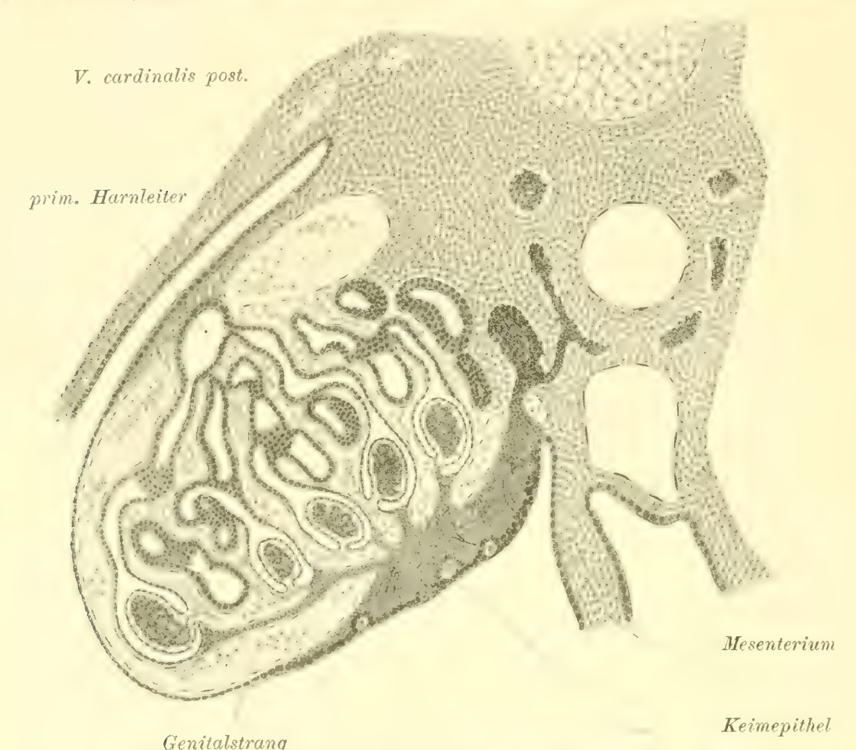


Fig. 440. Schematisch aus drei Schnitten rekonstruierter Querschnitt durch die Urogenitalanlage einer Limosa aegocephala, nach HOFFMANN (1892). — Die Genitalregion, repräsentiert durch das Keimepithel, bildet an der medialen Seite der Urnierenfalte eine wenig vorspringende Falte. In das Stroma der Falte wachsen Genitalstränge von den BOWMAN'schen Kapseln benachbarter MALPIGHI'scher Körperchen der Urniere ein.

handeln, welche auf ihrer Wanderung noch nicht das Keimepithel erreicht haben.

Am 4. oder 5. Tage der Bebrütung entsenden die benachbarten MALPIGHI'schen Körperchen Genitalstränge gegen das Keimepithel aus. Sie entspringen meist von den BOWMAN'schen Kapseln, seltener von dem Halse des zugehörigen Urnierenkanälchens (SEMON 1887), ihre Anlagen sind solid und bilden an der Basis der Genitalfalte durch gegenseitige Anastomosen ein unregelmäßiges Netzwerk, aus dem sich keimepithelwärts neue Stränge entwickeln und in die Genitalfalte eindringen (Fig. 440). Genitalstränge werden entlang der ganzen Urniere gebildet, kommen aber nur im Bereiche des Keimepithels zur vollen Entfaltung. Die in die Genitalfalte eindringenden Abschnitte der Genitalstränge gelangen bis zur Kuppe derselben und verdrängen auf ihrem Wege das Stroma fast vollständig. Da die

MALPIGHI'schen Körperchen dicht aufeinanderfolgen, liegen die Genitalstränge einander so dicht an, daß sie scheinbar wie eine geschlossene Wand erscheinen, welche die Genitalfalte in einen medialen und lateralen Teil trennt. Sind die Genitalstränge einmal bis an das Keimepithel herangelangt, so finden sich innerhalb ihrer Elemente auch Genitalzellen (Fig. 441).

Auf der eben beschriebenen Entwickelungsstufe verharrt die indifferente Keimdrüse längere Zeit: während dieses Ruhestadiums nehmen die Genitalstränge an Masse zu und verzweigen sich stärker; ihre Vergrößerung bedingt in erster Linie die Volumenzunahme des ganzen Organes; das Keimepithel verdickt sich zwar auch, trägt aber wenig zur Vergrößerung der Genitalfalte bei.



Fig. 441. Querschnitt durch die Keimdrüse eines Hühnerembryo aus der Mitte des 5. Tages, nach SEMON (1887). Vergr. ca. 375:1. — Die Genitalstränge haben das Keimepithel erreicht, aus welchem Genitalzellen in die ersteren einwandern.

Die indifferente Keimdrüse kommt auf beiden Seiten zur Entwickelung, doch ist die linke Drüse immer die besser entwickelte; HOFFMANN (1892) hat dieses Verhältnis bei einer großen Reihe von Arten untersucht, es findet statt bei: Vanellus cristatus Totanus calidris, Tringa pugnax, Haematopus ostralegus, Limosa aegocephala, Larus argentatus, Numenius arquatus und Sterna paradisea.

Geschlechtsdifferenzierung.

Die Differenzierung des Geschlechtes beginnt am 5., spätestens am 6. Tage der Bebrütung. Als unterscheidende Merkmale werden von den einzelnen Autoren angegeben: Erstens das Zurückbleiben der rechten Keimdrüse als bezeichnend für das weibliche Geschlecht, zweitens die Ausbildung der Genitalstränge zu Hodenkanälchen im männlichen und ihre Rückbildung im weiblichen Geschlecht, drittens das stärkere Wachstum des Keimepitheles beim Weibchen und viertens das verschiedene spätere Verhalten des Keimepithels bei beiden Geschlechtern. Von diesen vier Unterscheidungsmerkmalen ist das dritte, welches WALDEYER (1870) angegeben hat, ganz unsicher und wenn es sich als brauchbares Unterscheidungsmerkmal erweist, kann man schon längst an dem Verhalten der Genitalstränge das Geschlecht bestimmen. Die geringe Entwickelung der rechten Keimdrüse ist gleichfalls ein ungenügendes Merkmal, schon SEMON (1887) hebt hervor, daß auch der rechte Hoden häufig in der Entwickelung zurückbleibe, allerdings niemals in dem Maße wie der rechte Eierstock, doch genügt diese Tatsache, die Differentialdiagnose gerade für

den Beginn der Differenzierung, wo sie praktisch am wichtigsten ist, unsicher zu machen, außerdem ist dieses Unterscheidungsmerkmal für die Grallatores und Natatores nicht zu gebrauchen, da Hoffmann (1892) bei beiden Ordnungen das rechte Ovarium während einer langen Periode der embryonalen Entwickelung sich ebenso stark entwickeln sah, wie das linke; die Rückbildung des rechten Eierstockes beginnt hier erst in der letzten Periode der Entwickelung. Auch das vierte Differenzierungsmittel, das verschiedene Verhalten des Keimepithels bei beiden Geschlechtern prägt sich ontogenetisch zu spät aus, um es zu Beginn der Entwickelung verwerten zu können. Es bleibt also als einziges sicheres Merkmal das verschiedene Verhalten der Genitalstränge übrig, ihre Umwandlung zu Hodenkanälchen beim Männchen, ihre Rückbildung beim Weibchen.

Entwickelung des Eierstockes.

Bei der Umwandlung der Keimdrüse zum Eierstock verdickt sich zunächst das Keimepithel mächtig, seine Höhe steigt auf 150 und schließlich bei 11—12-tägigen Embryonen auf 250 μ (Hühnchen). In den basalen Schichten des Keimepithels wandeln sich die Genitalzellen durch enorme Vergrößerung und durch Entwickelung des charakteristischen Kernkörperchens in junge Eier um, letztere sind von Anbeginn an von indifferenten Cölomzellen umgeben, welche von jetzt an als Follikelepithelien zu bezeichnen wären. Der Eibildungsprozeß geht ziemlich rasch vor sich, rascher auf jeden Fall als die Abtrennung fertig gebildeter Follikel vom Keimepithel durch einwachsendes Bindegewebe, so daß eine förmliche Schichtung der jungen Eier entsteht; man kann sie in acht- und mehrfacher Schicht übereinander antreffen. Das Bindegewebe dringt nur spärlich zwischen die jungen Follikel ein und so erhält man nicht wie bei anderen Vertebraten den Eindruck von Eisträngen, sondern von kompakten Epithelmassen, welche als Ganzes in die Tiefe dringen. Trotzdem findet auch hier ein gegenseitiger Durchwachsungsprozeß von Epithel und Bindegewebe statt, nur tritt eben das Bindegewebe stark zurück. Die jungen fertigen Follikel an der Basis des Keimepithels werden durch die aus dem einwachsenden Bindegewebe entstehende Theka schließlich vom Keimepithel abgetrennt.

Gleichzeitig mit den Veränderungen im Keimepithel setzt eine Rückbildung der Genitalstränge ein, welche allmählich völlig verschwinden. Nur hie und da findet man in der Basis des Mesovariums noch kleine Cysten, welche als Ueberreste von Genitalsträngen gedeutet werden können.

Die im Stadium der indifferenten Keimdrüse bereits in das unterliegende Stroma ausgewanderten Genitalzellen verschwinden; ob sie zu Grunde gehen, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Ich habe oben bereits angedeutet, daß diese im Stroma befindlichen Genitalzellen eventuell gar nicht als ausgewandert aus dem Keimepithel aufzufassen sind, sondern als noch nicht eingewandert.

Durch die verschiedene Ausbildung der Eier und durch die beträchtliche Größe selbst der mittleren erhält der ganze Eierstock ein traubiges Aussehen. Die größeren Eier durchbrechen förmlich das Keimepithel, das sich dann inselförmig zwischen ihnen ansammelt und immer wieder für Nachschub sorgt; selbst bei älteren Tieren fehlen die kleinsten Follikel nicht, dagegen scheint bei diesen eine Umwand-

lung von Genitalzellen zu Eiern nicht mehr stattzufinden (Waldeyer 1870).

Unmittelbar nach der Geschlechtsdifferenzierung beginnt beim Hühnchen und der Taube der rechte Eierstock zurückzubleiben, bei den Grallatores und Natatores erst, wie wir oben gesehen haben, sehr spät. Dann folgt dem Zurückbleiben eine echte Rückbildung, welche zum gänzlichen Schwund des rechten Eierstockes und rechten Eileiters führt. Mehr oder weniger deutliche Reste des rechten Eierstockes und Eileiters im erwachsenen Tier giebt Wiedersheim (1902) für Nachtraubvögel, Tauben, Habichte und Papageien an.

Entwickelung des Hodens.

Bei dieser Schilderung benutze ich in erster Linie die Arbeit Semons (1887) über die Hodenentwickelung des Hühnchens.

Auch bei der Umwandlung der Keimdrüse zu Hoden verdickt sich das Keimepithel, erreicht aber nicht die gleiche Mächtigkeit wie

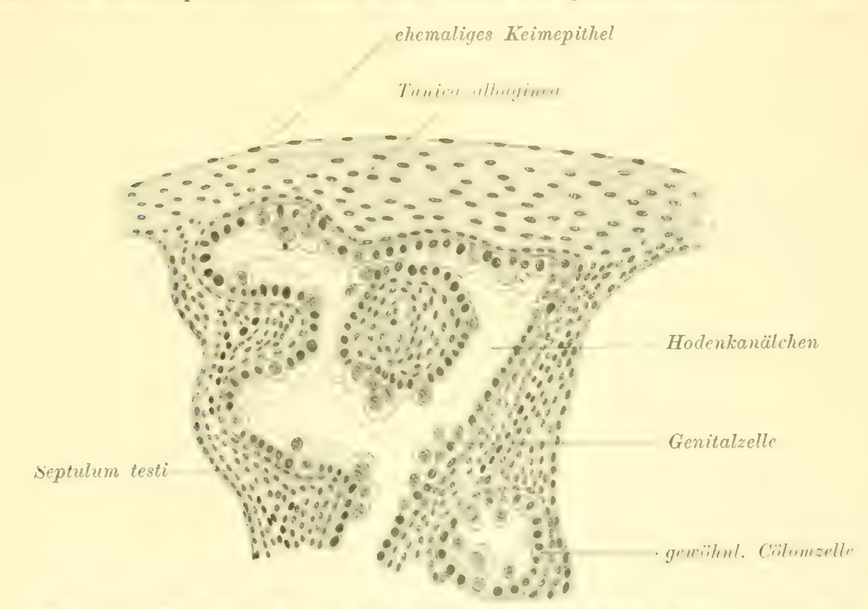


Fig. 442. Querschnitt durch den peripheren Abschnitt des Hodens eines eben ausgeschlüpften Hühnchens, nach Semon (1887). Vergr. ca. 375 : 1. — Die Genitalstränge haben eine Lichtung erhalten. Die Wandung der so entstandenen Hodenkanälchen wird von Genitalzellen und gewöhnlichen Zellen (Hodenstützzellen) gebildet. An der Peripherie bildet das Bindegewebe die Tunica albuginea, zwischen den Hodenkanälchen die Septula testis. Das Keimepithel ist in gewöhnliches Epithel zurückgebildet.

beim Weibchen, da die neugebildeten Genitalzellen fortwährend in das unterliegende Stroma aus- und von da in die Genitalstränge einwandern. Die Genitalzellenbildung geht bis zur Mitte der 3. Woche, dann hört sie definitiv auf, die letzten Genitalzellen wandern aus und das Keimepithel wird zu einem gewöhnlichen einschichtigen abgeplatteten Deckepithel. Sobald die Genitalzellenbildung abgeschlossen ist, tritt das Bindegewebe sowohl zwischen den Genitalsträngen als zwischen ihnen und dem Oberflächenepithel in stärkerer Ansammlung

auf. Unter dem Keimepithel entfaltet es sich parallel zur Oberfläche und wird am 12. Tage der Bebrütung (Bornhaupt 1867) zur Tunica albuginea, gegen die sich am 17. Tage eine Tunica vasculosa abgrenzen läßt (Schmiegelow 1882); zwischen den Genitalsträngen bildet es die Septula testis (Fig. 442). Am Ende der 3. Woche, (17. [Schmiegelow 82] bis 22. Tag [Bornhaupt 67]) beginnt die Entfaltung der Genitalstränge, d. h. die mit Genitalzellen erfüllten Genitalstränge erwerben eine Lichtung. In den nunmehr als Samenkanälchen zu bezeichnenden Strängen liegen die Genitalzellen und Zellen der ehemaligen Genitalstränge regellos durcheinander; wo das Epithel der Kanälchen mehrfach geschichtet ist, bilden die Genitalzellen die innerste an die Lichtung angrenzende Lage. Die einzelnen Samenkanälchen anastomosieren an der Peripherie vielfach miteinander. Genitalzellenhaltige Kanälchen erstrecken sich bis zum Hilus, nur das Rete testis bleibt stets genitalzellenfrei.

Eine Ungleichheit in der Entwickelung von rechts und links ist auch im Hoden nachweisbar und zwar zu gunsten des linken Hodens; doch kommen beide zur Funktion (Semon 1887, Janosik 1891). Bei einer Zimmermövenart fand Solger (1886) den rechten Hoden im sagittalen, frontalen und horizontalen Durchmesser nur halb so groß wie den linken.

Ueber die Abstammung der interstitiellen Zellen ist keine bestimmte Angabe zu machen. Nusbaum (1880c) leitet sie von Eisträngen ab, welche auf einer niedrigen Entwicklungsstufe stehen geblieben sind. Semon (1887) beschreibt bei einem 12 Tage alten Hühnerembryo, ja noch am ausgeschlüpften Tier zwischen den Hodenschläuchen, wo später interstitielle Zellen vorkommen, ein reichliches, noch völlig indifferentes, aus feinen spindelförmigen Elementen bestehendes Bindegewebe, er ist deshalb geneigt, die indifferenten Zellen als Bindegewebszellen aufzufassen.

12. Geschlechtsdrüsen der Säugetiere.

Von **A. Bühler.**

Indifferente Keimdrüsen.

In der Entwickelung der Keimdrüsen der Säugetiere sind noch nicht alle Kontroversen gelöst und wichtige Fragen noch unentschieden. Genitalzellen sind bei den Säugetieren erst einige Zeit nach Anlage der Genitalleiste erkennbar, so daß diese zuerst besprochen werden soll. Eine Zurückführung auf Furchungszellen ist demnach für die Geschlechtszellen der Säugetiere zur Zeit unmöglich; sie stammen ausnahmslos von Cölomzellen, sind also den sekundären Genitalzellen anderer Wirbeltiere gleichzustellen. Ihre volle Entwickelung erreichen sie erst in der bereits differenzierten Geschlechtsdrüse.

Die Keimdrüsen der Säugetiere entstehen, wie übrigens alle Fortpflanzungsorgane derselben, relativ spät, nachdem alle anderen wichtigeren Organe bereits angelegt sind. Ihre Entwickelungsperiode dauert bis weit in das postfötale Leben hinein und ist erst mit eingetretener Geschlechtsreife vollendet.

Die Keimdrüsen sind ein Differenzierungsprodukt einer bestimmten Region der Cölomwand. Der Mutterboden ist die medioventrale Fläche der Urniere (Fig. 443). Diese letztere besteht dannzumal aus dem primären Harnleiter und den Urnierenkanälchen mit Glomerulis,

eingebettet in gefäßführendes Mesenchym. Dieser ganze an der dorsalen Leibeswand zur Seite des Mesenteriums vorspringende Wulst wird überkleidet von Cölomepithel.

An der Anlagestelle der Geschlechtsdrüse unterliegt nun dies Cölomepithel Veränderungen, die zur Entwickelung jener Drüse führen. Die indifferenten Stadien dieser Entwickelung sind genauer studiert worden von EGLI (1876, Kaninchen), JANOŠIK (1885—1891, Schwein, Kaninchen, Schaf), MIHALKOVICS (1885), NAGEL (1889, Mensch) und in neuester Zeit von COERT (1898, Kaninchen, Katze). Ich folge in erster Linie den ausführlichen Angaben des letztgenannten Autors, um gelegentlich diejenigen anderer Beobachter damit zu vergleichen.

Nach COERT ist bei einem Kaninchenembryo von 12 Tagen die Urniere an ihrer medialen Cölomoberfläche überzogen von einer dichten Epithellage, die vom darunterliegenden Mesenchymgewebe undeutlich geschieden ist. An diesem Zellenstratum figuriert die oberste Schicht als Oberflächenepithel, zu welchem sie auch in ihrer definitiven Ausbildung wird; die tieferen Lagen gehen über in Mesenchym und helfen dessen Masse vermehren, ein Vorgang parallel der Entstehung von Bindegewebe an anderen Stellen der Leibeshöhle (COERT, PRENANT 1890, AMANN 1892, WHITEHEAD 1904, ALLEN 1904). An einem Oberflächenstreifen der Urniere, auf deren medialer Seite bis zum Mesenterium hin gelegen, tritt zu dieser Zeit eine rasche mitotische Vermehrung der Zellen der Cölomwand auf, die hier den Charakter eines mehrschichtigen höheren Epithels annehmen.

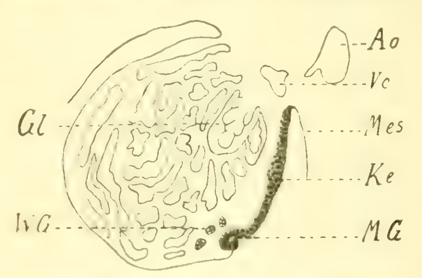


Fig. 443. Urniere mit Anlage der Keimdrüse und des MÜLLER'schen Ganges von einem Schweinsembryo von 2,5 cm Körperlänge. Nach JANOŠIK (1885). *Ke* Keimepithel. *MG* MÜLLERscher Gang. *WG* prim. Harnleiter.

EGLI (1876) giebt von einem Kaninchen gleichen Alters die Höhe dieses Epithels auf 0,027 mm an. Es unterscheidet sich vom gewöhnlichen Cölomepithel der Urniere, das 0,01—0,005 mm dick ist, hauptsächlich durch Mehrschichtigkeit und einer geringe Vergrößerung seiner Zellen. Einfach erscheint dies Epithel nach MIHALKOVICS nur bei sehr jungen Stadien von Schaf und Kaninchen, wo ihm auch dann die scharfe Abgrenzung gegen das Stroma fehlt.

Da bei Schafembryonen von 5 mm (JANOŠIK 1891) und bei menschlichen Embryonen von 12—13 mm (NAGEL 1889) die Grenzlinie zwischen Epithel und Mesenchymgrundlage scharf gefunden wird und später sich wieder verwischt, dürfen wir diese Verhältnisse als wechselnd betrachten.

So entsteht, unterstützt durch eine geringe Vermehrung der bindegeweblichen Grundlage, jene Längsleiste, die als Genitalleiste (Stria germinativa KÖLLIKER 1879, Keimwall WALDEYER 1870) bekannt ist. Dieselbe erstreckt sich über die ganze Länge der Urniere als ein schmaler Streifen (vergl. Fig. 193, p. 297).

Als Basis dient der Geschlechtsleiste das Bindegewebe der Urniere, an welchem COERT und NAGEL (1889) besonderes Wachstum nicht nachweisen konnten. In dieses Bindegewebe dringen Zellen des Keimepithels in breiteren und schmäleren Gruppen ein, die am

kranialen Ende der Anlage fast die BOWMAN'schen Kapseln der Urniere erreichen. Diese Zellgruppen können das Aussehen von Strängen annehmen, doch besteht nirgends eine sichere Grenze zwischen Epithelgewebe und Bindegewebe (COERT 1898, MIHALKOVICS 1885, JANOŠIK 1891). COERT nimmt an, daß zur Zeit der ersten Anlage und noch wenig später auch in der Geschlechtsleiste der Prozeß der Mesenchymbildung aus Cölomepithel fortschreite; er stimmt darin überein mit SCHULIN (1881). Da in späteren Stadien ein gegenseitiger Durchwachsungsprozeß von Mesenchym von seiten des Mesonephros und des Keimdrüsenepithels im Sinne WALDEYER's (1870) sichergestellt ist, dürfte der gleiche Prozeß wohl auch auf diesem Stadium neben der cölomatischen Mesenchymbildung von Bedeutung sein.

Im verdickten Oberflächenepithel beginnen beim Kaninchen vom 13. Tage an einzelne Zellen desselben zu wachsen und werden zu Genitalzellen. Dadurch wird das Oberflächenepithel der Keimleiste als Keimepithel kenntlich (Fig. 444). Die Genitalzellen haben nach NAGEL (1885) beim menschlichen Embryo von 22 mm größter Länge einen Durchmesser von 10—16 μ mit hellen Kernen von 8 μ und hellem Protoplasma; die dunkleren, unveränderten

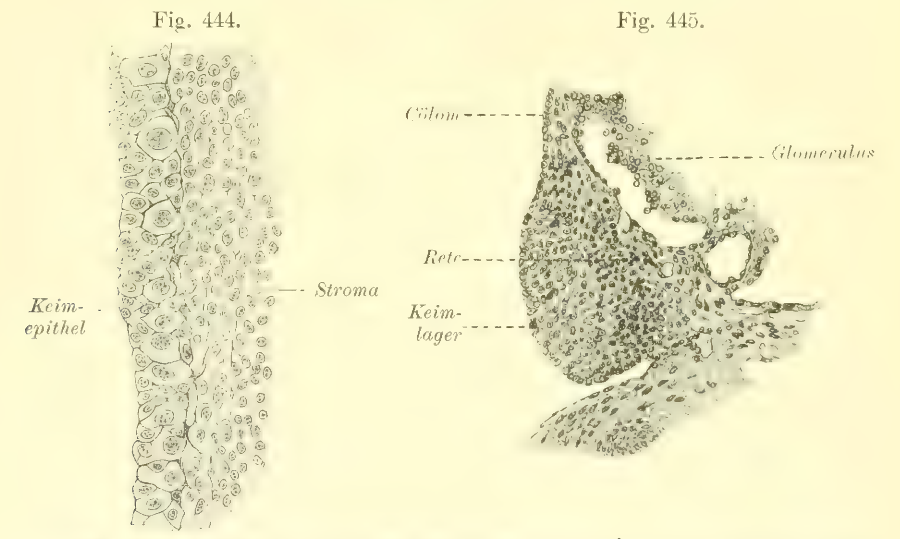


Fig. 444. Querschnitt durch die Keimdrüsenanlage eines Schweinsembryo von 11 mm Länge. (Aus NAGEL 1896.)

Fig. 445. Querschnitt durch das kraniale Ende der Keimdrüsenanlage bei einem Kaninchenembryo von 14 Tagen, indifferentes Stadium. (Nach COERT 1898.)

Epithelzellen messen 8 μ mit Kernen von 5 μ. Es darf als durch zahlreiche Vermittlungsstadien gesichert angesehen werden, daß Zellen der letzteren Form zu Genitalzellen werden können.

Außerhalb der Keimregion sind für den Menschen Genitalzellen beschrieben worden von PALADINO (1887) am Mesenterium und von NAGEL (1889) in der Gegend des MÜLLER'schen Ganges. Ob es sich dabei um echte Genitalzellen handelt, ist nicht zweifellos; keinesfalls

haben sich derartige Zellen als einer weiteren Ausbildung fähig erwiesen.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung (COERT, Kaninchenembryo 14 Tage) nimmt das Oberflächenepithel an Dicke zu: eine Gruppierung in Stränge wird an der Basis dieses Epithels in der Tiefe deutlicher, indem Züge von Epithelzellen eine Umhüllung durch flache Zellen erhalten (COERT leitet sie vom Epithel der Stränge ab), und dazwischen Züge von Bindegewebe, kenntlich an der Gruppierung der Kerne, auftreten. Die Stränge enthalten Genitalzellen neben kleineren Epithelien. Uebergänge zwischen beiden Formen und gleichzeitiges Auftreten in den Sexualsträngen wie im Keimepithel berechtigen zur Annahme, daß die Genitalzellen in den eben beschriebenen Keimsträngen selbst entstehen.

Am kranialen, niedrigen Abschnitt der Geschlechtsleiste sind die Zellen des Cölomepithels kleiner und dunkler als die gewöhnlichen Keimepithelzellen und ebenfalls in intensiver Vermehrung begriffen. Dieselbe führt zum Eindringen von Zellsträngen zwischen das eigentliche Keimepithel mit Keimsträngen im rückwärts gelegenen Teil der Geschlechtsleiste und die MALPIGHIschen Körper der Urniere als erste Anlage des Rete testis resp. ovarii (Fig. 445). Wir unterscheiden daher auf diesem Stadium an der Keimdrüse ein Keimlager oder Stratum germinativum vom Reteblastem (COERT).

Soweit andere Säugetiere daraufhin untersucht worden sind, verläuft dort die erste Entwickelung der epithelialen Bestandteile der Keimdrüse in ähnlicher Weise. Eine genaue Uebereinstimmung findet COERT bei Katzenembryonen.

Beim Schweinembryo von 2,5 cm Länge findet JANOŠIK (1885) die erste Andeutung der Genitalleisten mit erhöhtem mehrschichtigen Epithel (Fig. 443); ein ähnliches Bild bietet dem gleichen Autor ein Schafembryo von 5 mm größter Länge.

Uebereinstimmend mit EGLI (1876), MIHALKOVICS (1885) und COERT (1898) findet auch JANOŠIK beim ersten Auftreten der Geschlechtsleiste in deren Epithel noch keine Genitalzellen. Prinzipiell ähnlich stellt SKROBANSKY (1903, Schwein, 12 mm größter Länge) die erste Entwickelung der Keimdrüse dar. Das Epithel wird an der betreffenden Stelle der Urniere zu einer mehrschichtigen dicken Leiste, an deren Basis die Zellen sich zu Strängen gruppieren. Außer Zellen mit ovalen Kernen und verwischten Zellgrenzen findet er große kugelförmige Kerne von Genitalzellen (oder Teilungsstadien?). Wie beim Kaninchen dringen auch vor dem Erscheinen jener bei Schwein und Schaf Sprossen des Oberflächenepithels in die Tiefe und bewirken ein allmähliches Anwachsen der Geschlechtsleiste. Diese Sprossen sind anfangs sehr schwer vom Stromagewebe zu unterscheiden, so daß bei manchen Autoren die Meinung aufkommen könnte, jene Epithelzapfen seien Differenzierungsprodukte der Mesenchyms. Demgegenüber wies JANOŠIK (1885) nach, daß alle diese Epithelstränge untereinander und mit dem Oberflächenepithel zusammenhängen.

Außer einer kurzen Notiz WALDEYER's (1871) über die indifferente Keimdrüse eines menschlichen Embryos von 1,2 cm Länge besitzen wir ausführliche Angaben von NAGEL (1889) über den Menschen.

NAGEL, dem von neueren Untersuchern wohl das größte menschliche Material hierfür zur Verfügung stand, konnte zwar das erste Auftreten der Geschlechtsdrüsen nicht beobachten, fand aber gut er-

halten indifferente Stadien. Bei einem Embryo von 12 mm größter Länge ist das einschichtige Cölomepithel auf der freien Oberfläche der gut entwickelten Urniere überall wesentlich höher als im übrigen Gebiet der Leibeshöhle (14—19 μ gegen 3 μ). An der medialen Fläche der Urniere, der Stelle der Keimdrüse, liegt eine, wesentlich aus Epithel bestehende Verdickung, die sich vom Bindegewebe deutlich abgrenzen läßt. Die Oberfläche dieses Epithelwulstes besteht aus dichtgedrängten, ungleich großen Zellen, denen sich ohne Grenze die Zellen der tieferen Schichten anschließen. Sowohl in der peripheren Schicht, wie in den tieferen Lagen finden sich zahlreiche Genitalzellen. Die Grundlage dieses Epithelwulstes wird gegeben durch das Mesenchym der Urniere; ein eigentliches Stroma der Geschlechtsdrüsenanlage besteht nicht. Ein Reteblastem, wie es Coert beschreibt, hat Nagel nicht gesehen. So stellt sich nach Nagel an seinem Embryo F von 12 mm größter Länge die Geschlechtsdrüse dar zu einer Zeit, da an der blattförmigen Vorderextremität eben die Finger erkennbar werden, und wo das Becken der bleibenden Niere eben die ersten Harnkanälchen in Form von Ausstülpungen zeigt.

Bei seinem Embryo von 13 mm Länge findet Nagel die Geschlechtsdrüse von ähnlichem Bau, wie eben beschrieben. Der Epithelwulst ist hier 0,3 mm hoch und 0,5 mm breit. Größere Zellen (Genitalzellen) sind wenig zahlreich, an den kleineren macht sich eine Gruppierung zu Strängen geltend. Bindegewebe mit Kapillaren ist nur am basalen Teil zwischen den Epithelsträngen in geringer Menge vorhanden.

War von früheren Beobachtern die von Coert (1898) beschriebene Reteanlage nicht gesehen worden, so hat B. M. Allen (1904) die Angaben des letzteren bei Schwein und Kaninchen bestätigt und weiter ausgeführt. Danach zerfällt bei diesen Tieren (Schwein von 2,5 cm) die Keimleiste in drei hintereinander gelegene Abschnitte: 1) das kranial gelegene Rete, 2) die eigentliche Keimdrüse, 3) eine Mesenterialleiste, die kaudalwärts auf die Urniere ausläuft. Wir hätten demnach vielleicht auch bei Säugetieren einen progonalen, gonalen und epigonalen Teil der Geschlechtsleiste zu unterscheiden, von welchen nur der mittlere Abschnitt ein echtes Keimepithel trägt. Die Grenze zwischen Rete und eigentlicher Keimdrüse liegt beim Schwein anfänglich in der Höhe des 20. Glomerulus der Urniere von vorn an gezählt, beim Kaninchen in der Höhe des 12.

Keimlager und Rete verschieben sich bei weiterem Wachstum derart, daß das Rete in die Tiefe der Keimdrüse zu liegen kommt, dieselbe aber auch später noch kranialwärts überragt. Nach Rieländer (1904, Kalb) kann das Rete ausnahmsweise noch später, bis zur Tubenöffnung reichen. Sowohl vom Reteepithel wie vom Oberflächenepithel der Keimdrüse dringen Epithelstränge in die Tiefe, die als Retestränge und Keimstränge (Allen's Sexualstränge) unterschieden werden. Erstere bestehen aus kleineren, dunkleren Zellen als letztere. in beiden Strangarten entwickeln sich Genitalzellen, in der letzteren zahlreicher als in der ersteren.

Eine genaue Beschreibung des Keimepithels der schon zum Ovarium differenzierten Keimdrüse von Winiwater (1900) wird unten berücksichtigt. Skrobansky (1903) übernimmt die Resultate Winiwater's, was die Kernstrukturen anbetrifft, für die indifferente Keimdrüse, während er für die Körper der Keimepithelzellen eine Art Syncytium („Plasmodium“) behauptet.

Das Eindringen von Epithelbestandteilen der Urniere in die indifferente Keimdrüse wird von JANOŠIK, NAGEL, COERT, ALLEN, SKROBANSKY entschieden in Abrede gestellt (vergl. darüber unten).

Das Stromagewebe der indifferenten Keimdrüse ist schwach entwickelt (JANOŠIK, NAGEL, COERT, SKROBANSKY). Es ist in seinen tieferen Schichten zu Anfang identisch mit dem Mesenchymgewebe der Urniere, das sich trennend zwischen die Epithelbestandteile dieser letzteren und der Keimdrüse legt. Vermehrt wird dies Stroma durch eine auch nach dem Erscheinen der Geschlechtsleiste einige Zeit lang fortdauernde Proliferation von Mesenchymzellen von Seite der Cölombekleidung der Keimdrüse (COERT, ALLEN, WHITEHEAD 1904). Auch die Keimstränge dieses Epithels sollen anfangs ihre Bindegewebshüllen nach COERT selbst sich bilden. Besteht somit nach COERT ein doppelter Modus der Stromabildung für Frühstadien der Keimdrüse, so wäre die Differenz doch nur eine zeitliche. Mit der Ausbildung des Cölomepithels zum Keimepithel und der Entwickelung von Genitalzellen in den Keimsträngen hört die Mesenchymbildung von seiten dieser Gewebe auf.

Mit dem Nachweis der Entstehung der Keimstränge aus der Cölombedeckung der Keimdrüse sind die älteren Anschauungen von deren Differenzierung in loco aus dem Stromagewebe (MÜLLER 1830, RATHKE 1832, VALENTIN 1835) korrigiert worden. Wenn in neuester Zeit wieder SKROBANSKY (1903) die Keimstränge auch an Ort und Stelle entstehen läßt, so giebt er doch über die ursprüngliche Identität ihrer Elemente mit dem Cölomepithel keinem Zweifel Raum. Auch MIHALKOVICS (1885), der für eine Entstehung der Genitalzellen im Innern der Geschlechtsleiste eintritt, leitet die Keime jener Zellen doch vom Oberflächenepithel her.

Blutgefäße zeigen sich erst gegen Ende des indifferenten Stadiums in der Keimdrüse; sie stammen von der nahen Aorta und münden in die Vertebralvenen (JANOŠIK 1891). Auch Gefäße, von der benachbarten Urniere herkommend, werden in der Basis der Genitalleiste gefunden (SKROBANSKY 1903).

Differenzierung der Keimdrüse.

Die Differenzierung der Keimdrüse der Säugetiere setzt sehr früh ein; sie erlaubt eine Unterscheidung des Geschlechtes zu einer Zeit, da noch alle übrigen Attribute der Fortpflanzungsorgane vollkommen indifferent sind. Sie beginnt nach den frühesten Angaben bei Kaninchen zwischen 14 und 15 Tagen resp. 2 cm Körperlänge (EGLI 1876, JANOŠIK 1885, COERT 1898), beim Schwein mit 2,5 cm größter Länge (ALLEN 1904) resp. 1,8—2 cm (SKROBANSKY 1903) und beim Schaf bei 2,3 cm (JANOŠIK 1885—1891); bei Echidna ist die Differenzierung erst nach dem Ausschlüpfen der Beuteljungen erkennbar (KEIBEL 1904). Beim Menschen soll nach NAGEL (1889—1894) eine Unterscheidung schon mit 11—13 mm, also schon beim ersten Auftreten der Keimdrüse, möglich sein.

Die trennenden Merkmale sind:

1) niedriges, einschichtiges Keimepithel beim Hoden.

2) Auftreten einer subepithelialen Bindegewebsschicht, Albuginea, beim Hoden.

3) schärfere Differenzierung der Keimstränge gegenüber dem

Stroma und stärkeres Wachstum derselben beim Hoden (Janošik, Coert).

Da sich durch alle diese Merkmale der Hoden von der indifferenten Keimdrüse unterscheidet, ist die bestimmte Differenzierung nach der männlichen Seite hin früher erkennbar als nach der weiblichen. Auch wird bei männlichen Embryonen die eben differenzierte Keimdrüse größer gefunden als bei weiblichen gleichen Alters (Janošik, Allen).

Die Kennzeichen des Ovariums differieren weniger gegenüber den Merkmalen des indifferenten Stadiums, so daß jenes sich vom Hoden nur per exclusionem unterscheiden läßt (Schwein, Schaf, Janošik 1885—1891, Kaninchen, Katze, Coert). Das deutliche Auftreten von anastomosierenden Strängen schon im verdickten Keimepithel gilt auch Nagel (1889) als Kennzeichen der männlichen Keimdrüse des Menschen.

An den Genitalzellen zeigt sich der Geschlechtsunterschied darin, daß sie im männlichen Keimepithel verschwinden und auch in den Keimsträngen seltener werden (Janošik, Allen, Skrobansky). Sie erreichen auch nie die hervorstechende Größe und den charakteristischen Bau der weiblichen Genitalzellen (Nagel 1889—1894); ihr Aussehen gleicht mehr und mehr den übrigen Epithelzellen der Keimstränge. Im Gegensatz dazu behält das weibliche Keimepithel den

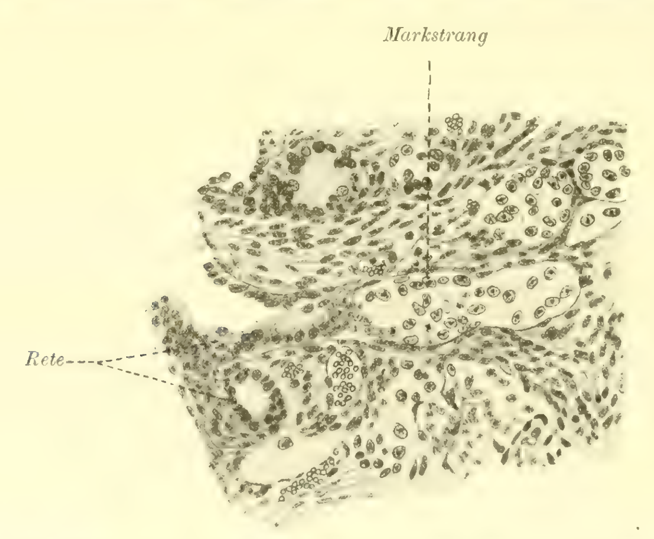


Fig. 446. Verbindung von Keimstrang und Rete aus der weiblichen Keimdrüse einer 14 Tage alten Katze (nach Coert 1898).

früheren höheren Bau und reichliche Genitalzellen bei (Janošik, Nagel, Coert, Winiwarter 1900, Giannelli 1905). Während das Keimepithel so beim Männchen die weitere Beteiligung am Aufbau des Keimdrüsenparenchyms aufgiebt, beginnt, wie wir sehen werden, beim Weibchen erst jetzt seine Hauptthätigkeit.

Vermöge der Ausbildung der Albuginea beim Hoden lösen sich mit dem Beginn der Differenzierung die Keimstränge, d. i. die werdenden Samenkanälchen vom Oberflächenepithel, mit welchem sie nur

an einzelnen Stellen den anfänglichen Zusammenhang bewahren (JANOŠIK). Beim Ovarium ist eine solche Trennung zwischen Keimsträngen und Epithel nur ungenau durchgeführt; der Zusammenhang beider bleibt bestehen. Eine vollkommene Abgrenzung der Keimstränge gegen das Stroma tritt später auf, und das selbständige Wachstum dieser Stränge ist gering.

Wie die Keimstränge bleiben beim weiblichen Geschlecht auch die Retestränge auf niedriger Entwickelungsstufe stehen, indes beim Hoden außer einem intensiveren Wachstum sich am Rete frühzeitig eine Differenzierung in Stränge zeigt, die durch Annahme eines Lumens und Anastomosierung zu einem Netze auswachsen. Sprossen des Rete wachsen bei beiden Geschlechtern den Keimsträngen entgegen und verbinden sich mit ihnen (Fig. 446).

Andererseits gehen vom Rete aus Sprossen nach den MALPIGHIschen Körperchen. An den BOWMAN'schen Kapseln derselben treten vereinzelt kurze Ausstülpungen auf (Homologa der Genitalstränge der übrigen Wirbeltiere?). Vermittelst dieser Knospen oder direkt verbinden sich die Retesprossen mit Urnierenkanälchen in dem Bereich der MALPIGHI'schen Körperchen. Dieser bei beiden Geschlechtern auftretende Prozeß erscheint beim Hoden früher und ausgedehnter als beim Ovarium (COERT).

Unterdessen hat sich die Geschlechtsleiste als Genitalfalte mehr von der Urniere emancipiert; es beginnt sich zwischen beiden jene Bauchfellduplikatur zu erheben, welche als Mesorchium resp. Mesovarium bekannt ist.

Entwickelung des Eierstockes.

Nach vollzogener Differenzierung besteht das Ovarium nach dem oben Gesagten: 1) aus dem keimbereitenden Stratum germinativum, an welchem sich a) die anfänglich nur aus verdicktem Keimepithel bestehende Rindenschicht (Stratum corticale), b) die Markschicht (Stratum medullare) unterscheiden läßt; 2) aus der Reteanlage. Rinde und Mark sind im Beginne der Differenzierung nur strukturell verschieden und stehen bei der geringfügigen Entwickelung von Bindegewebe untereinander in ausgedehnter epithelialer Verbindung. Später und unvollkommener als beim Hoden (Kaninchenembryo 16—20 Tage, COERT 1898) schiebt sich von den Rändern und aus der Tiefe der Genitalfalte (zum Teil vielleicht durch Differenzierung in loco nach COERT 1898, SKROBANSKY 1903) eine lockere dünne Bindegewebsschicht zwischen Rinde und Mark. So entsteht hier ein der Albuginea des Hodens homologes, zartes, vielfach durchbrochenes Stratum conjunctivale, eine primäre Albuginea des Ovariums.

In der Rinde und dem Mark treten zur selben Zeit an Stelle der früheren einzelnen Fibrillen stärkere Bindegewebszüge auf, welche deren Epithelbestandteile zerlegen. So zerfällt die Histogenese des Eierstockes im Gegensatz zum Hoden in zwei Perioden: 1) die Anlage der Markschicht, die im wesentlichen ihre erste Entwickelung vor Ausbildung der primären Albuginea vollendet hat, und 2) die Anlage der Rinde, deren Hauptthätigkeit erst nach dieser Zeit beginnt. Während demnach unmittelbar nach eingetretener Differenzierung die Markschicht die Rinde an Breite übertrifft, tritt infolge überwiegenden Wachstums der letzteren Schicht das Mark relativ in den Hintergrund. Hierüber stimmen im wesentlichen überein die Angaben von JANOŠIK

(1885—91) bei Schaf und Schwein, COERT (1898) bei Kaninchen und Katze, ALLEN (1904) beim Schwein und Kaninchen, GIANNELLI (1905) beim Kaninchen. Auch SKROBANSKY (1903) ist betreffs Bildungsmodus gleicher Meinung, mit dem Unterschied, daß er die Bildung von Mark und Rinde nicht zeitlich, sondern örtlich getrennt wissen will. Da die Marksubstanz dem specifisch-funktionierenden Teil des Hodens entspricht, dem eine Corticalschicht im Sinne der Eierstocksrinde fehlt, so ist man mit JANOŠIK und LAULANIÉ (1886, Katze) versucht, an eine primär hermaphroditische Anlage des Ovariums zu denken.



Fig. 447 a u. b. Rinde und Mark aus dem Ovarium eines menschlichen Embryo; a von 4 Monat (Präp. von Dr. H. MEYER-Rüegg, Zürich), b von 7 Monat.

Die Homologie des Ovarialmarkes mit der Hodensubstanz prägt sich auch in der weiteren Entwickelung aus. Die Keimstränge des Ovariums, die zur Zeit der Differenzierung an Deutlichkeit eingebüßt hatten, werden nachher mit dem Auftreten stärkerer Bindegewebs-

septen schärfer abgegrenzt, sie werden zu Marksträngen. Doch erreicht diese Gliederung des Markepithelgewebes nicht die Präcision der Samenkanälchen; die Markstränge behalten durch Lücken der Albuginea hindurch vielfach den Zusammenhang mit der Eierstocksrinde, und vor allem bleibt ihre Menge weit hinter derjenigen der Tubuli seminiferi zurück, da sie nach der Differenzierung weder neugebildet werden, noch auch sich durch eigene Wucherung vermehren.

Die Rindenschicht bildet anfänglich mit dem Oberflächenepithel zusammen eine einheitliche Lage mehrschichtigen Epithelgewebes mit zahlreichen Geschlechtszellen: ihre Abgrenzung gegen das darunter liegende Bindegewebe ist nicht überall deutlich. Im weiteren Verlauf der Entwickelung (Kaninchenembryo 18 Tage, COERT) wird in den tieferen Partieen dieses bis dahin homogenen Gewebes eine Gruppierung zu kurzen Strängen erkennbar, die von erst feinen, dann stärkeren Ausläufern des Albuginea-Bindegewebes umhüllt werden. Während dieser Zerlegungsprozeß nach der Peripherie hin fortschreitet, wird daselbst durch reichliche Zellvermehrung neues Bildungsmaterial der Rinde beigefügt. Diese Vorgänge spielen auch in den ersten Tagen nach der Geburt des Kaninchens noch fort.

Zur Illustration des Gesagten dienen die Figg. 447a und b von menschlichen Föten vom 4. und 7. Monat. Man erkennt in Fig. 447a die unscharf begrenzten Markstränge mit vereinzelten Genitalzellen. Durch eine dünne, lückenhafte primäre Albuginea wird das Mark peripher abgegrenzt gegen die Rinde. Letztere besteht fast ausschließlich aus Epithelgewebe, in welchem Entwickelungsstadien von Genitalzellen deutlich werden. Das (hier infolge Kunstproduktes etwas veränderte) Oberflächenepithel ist nicht von der Rinde getrennt. Einzelne feine Bindegewebszüge deuten eine Aufteilung des Rindenepithels in Eizellen an (NAGEL 1889–94, SKROBANSKY 1903). Diese Gruppierung in der breiter gewordenen Rinde ist in Fig. 447b infolge stärkerer Mesenchymbildung deutlicher geworden. Ein Oberflächenepithel grenzt sich durch eine feine, bindegewebliche Membrana propria besser ab (HANS MEYER 1890, WICHSER 1899). Innerhalb der zellreichen primären Albuginea liegen die Markstränge, im Begriff, Primärfollikel abzuspalten. Indem so die Markschicht an Homogenität einbüßt und andererseits in Mark wie Rinde breitere Züge von Bindegewebe von der Albuginea ausgehen, verliert diese – von Anfang an wenig geschlossen – den Charakter einer besonderen Schicht; sie geht unter im Stromagewebe des Ovarialinnern. So wird in der Folge die Unterscheidung von Mark und Rinde bis zur Unkenntlichkeit verwischt.

Eine Uebersicht über diese Verhältnisse bei einem Katzenembryo von 9,4 cm, kurz vor der Geburt, bietet Fig. 448. An der Rinde ist der für die Katze charakteristische lockere Bau zu erkennen: in der Markschicht liegen zwischen den Marksträngen 2 Follikel mit höherem Epithel. Ferner orientiert das Bild über die Lage und Beschaffenheit des Rete und dessen Beziehungen zu Marksträngen und Mesonephros.

Aus dem Reteblastem (COERT 1898, Kaninchen) bildet sich das Rete ovarii mit anastomosierenden Strängen und Kanälchen. Es liegt im kranialen Teile des Eierstockes und erstreckt sich weit weniger nach hinten als beim männlichen Geschlecht. Seine Zellen sind kleiner

und dunkler als die der Markstränge. Retesprossen verbinden sich einerseits mit den Marksträngen, andererseits an der kranialen Spitze

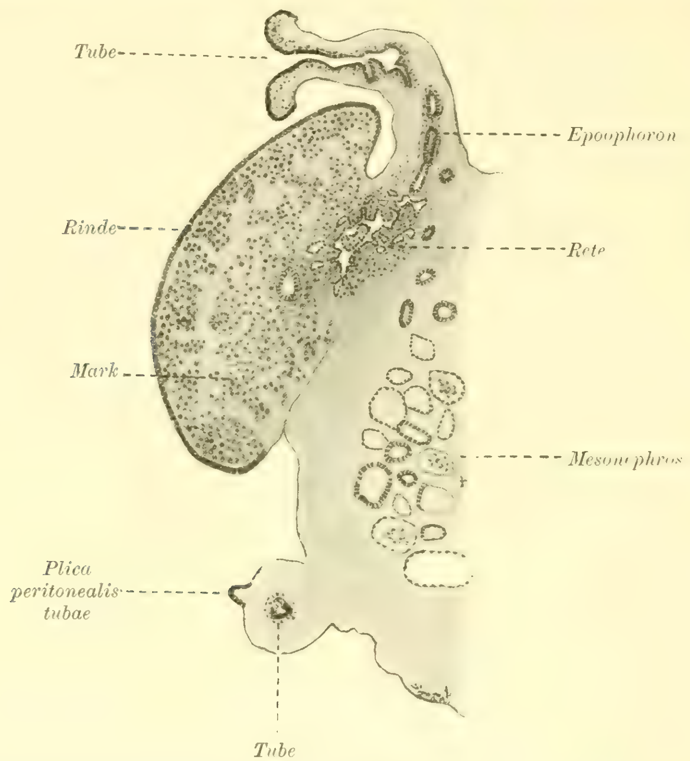


Fig. 448. Längsschnitt durch das Ovarium eines Katzenembryo von 9,4 cm Länge; halbschematisch (nach COERT 1898).

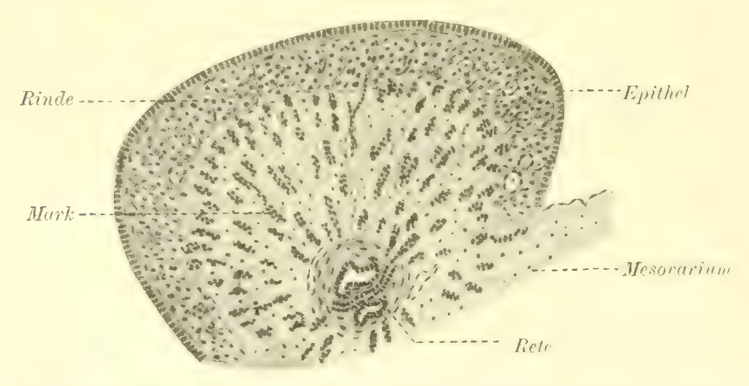


Fig. 449. Querschnitt durch das Ovarium eines jungen Fuchses (ca. 4 Monat); Uebersicht.

des Eierstockes mit Kanälen der Urnieren. Längere Verbindungsstücke zwischen Rete und Marksträngen analog den Tubuli recti bilden sich hier nicht an (Fig. 449 Rete).

Zur Zeit der Geburt treten beim Kaninchen in dem zuvor soliden Retegewebe unregelmäßige Lumina auf, und 8 Tage später hat das weibliche Rete seine größte Ausbildung erreicht: ein Kanalnetz mit kleinem, unregelmäßigem Epithel neben soliden kurzen Strängen und Resten unverbrauchten Blastems. Später verfällt es der Rückbildung, wenigstens habe ich selbst in einer großen Zahl von Serien geschlechtsreifer Kaninchenovarien nur selten Epithelsprossen gesehen, die man als Reste davon ansprechen dürfte.

Seit Van Beneden (1880) das Rete ovarii bei erwachsenen Vespertilionen beschrieben hat, ist eine Homologie mit dem Rete testis anerkannt (Schulin 1881, Tourneux 1882, Balbiani 1883, Mihalkovics 1885, Janošik 1885—91). Ohne Kenntnis von dessen frühesten Entwickelungsstufen zu haben, hielten die meisten Autoren das Rete für ein Produkt der Urniere. Doch halte ich nach den genauen Untersuchungen von Coert (1898), die mit den Angaben von Egli (1876), Janošik (1885—91), und Allen (1904) übereinstimmen, die Ableitung des Rete vom Cölomepithel für gesichert.

Verzweigte Schläuche im Hilus ovarii werden schon vor v. Beneden verschiedentlich erwähnt, aber unrichtig gedeutet. Dazu gehört wohl auch das von Waldeyer (1870) in seiner Figur 61 vom Kalb als Epoophoron abgebildete Kanälchennetz.

Als Gebilde, dem in der Geschlechtsthätigkeit des Ovariums keine wesentliche Funktion zukommt, finden wir das Rete in sehr verschiedenen Formen der Ausbildung, die auch unter den Individuen der gleichen Art bedeutend wechselt.

Als voluminöses Gebilde im Mesovarium findet es sich noch bei geschlechtsreifen Fledermäusen (Van Beneden 1880). Auch bei Nagern (Maus, Kaninchen) kann es beträchtliche Größe erreichen, wird aber auch nicht selten schon in den letzten Tagen vor der Geburt ganz vermißt. In sehr wechselnder Ausdehnung wurde es gefunden bei Wiederkäuern (Rind: Schulin 1881, Schaf, Ziege: Janošik). Bei Carnivoren habe ich seine Ausbildung in Ovarien neugeborener Katzen öfter gesehen. Auch bei ausgewachsenen Katzen und beim Wiesel bin ich ihm begegnet, und zwar bei ersteren noch in Zusammenhang stehend mit dem Oberflächenepithel des Mesovariums. Bei einem jungen Fuchs, ca. 4 Monat alt, habe ich dasselbe (Bühler 1894) als relativ großes Gebilde beschrieben und in Fig. 449, p. 726 abgebildet. Daß schon früher Janošik das Rete bei Raubtieren sah, wurde bereits erwähnt.



Fig. 450. Rete ovarii von einem 9-monatlichen menschlichen Embryo.

Rieländer (1904) brachte in neuester Zeit eine Ausdehnung unserer Kenntnisse vom Rete ovarii, das er als „Markschläuche“ beschreibt. Er findet es regelmäßig beim Schwein, mächtig entwickelt beim

Kalb, schwach bei Ziege und Schaf, ausgedehnt beim Meerschweinchen. Die Untersuchung betraf Föten und junge Tiere.

Beim Menschen ist die Ausbildung des Rete sehr verschieden. Gut entwickelt habe ich es (Bühler 1894) beim 9-monatlichen Embryo gesehen, wovon Fig. 450 eine Anschauung giebt. Hierher zu zählen sind auch die Markschläuche Rieländer's bei menschlichen Föten und Neugeborenen. In seltenen Fällen kann das Rete bis über die Pubertätszeit hinaus bestehen, wie v. Franqué (1898) von einem 24-jährigen, Wichser (1899) von einem 14-jährigen Mädchen berichten. Durch Rieländer's Untersuchungen sind die Fälle von Persistenz des Rete bei erwachsenen Frauen vermehrt worden. Umgekehrt fand Wichser (1899) bei einem 7-monatlichen Fötus das Rete weniger entwickelt als beim 9-monatlichen. Bei diesen Schwankungen ist es also nicht zu verwundern, wenn das Organ oft ganz vermißt wird (Nagel 1889).

Daß ein rudimentäres Gebilde, wie das Rete ovarii auch pathologischen Veränderungen unterliegen kann, läßt sich von vornherein annehmen; O. v. Franqué (1898) konnte davon kleine Cysten herleiten und glaubt, daß auch Beobachtungen Tourneux' und anderer Autoren (z. B. Kossmann's, Nebentuben 1895) zum Teil auf das Rete ovarii zurückzuführen seien. Einen ähnlichen Fall beschreibt v. Babo (1900), wie denn auch Rieländer die Neigung von Reteresten zu cystischer Entartung hervorhebt.

Die Markstränge des Eierstockes erreichen bei den verschiedenen Tieren sehr verschiedene Entwickelungsstufen.

Erstmals von Waldeyer (1870) bei Hund und Katze erwähnt und durch v. Kölliker (1874) beim Hundefoetus als „Markstränge" benannt, sind sie bei den verschiedensten Säugern in fötaler und postfötaler Zeit festgestellt worden: bei Embryonen: Balfour (1878), Rouget (1879), Janošik (1885), Mihalkovics (1885), Bühler (1894); bei erwachsenen Tieren: Van Beneden (1880), Mac Leod (1881).

Van Beneden unterscheidet dabei zwischen soliden und hohlen Marksträngen (Markschläuche, Kölliker 1898). Ein feines Lumen habe ich, wenn auch selten, seiner Zeit (1894) auch in menschlichen Marksträngen gefunden.

Auch die schlauch- resp. strangartigen Bildungen, die von Valentin (1838), Billroth (1856), Pflüger (1863), Spiegelberg (1864), Langhans (1867) unter anderem beschrieben werden, die Valentin-Pflüger'schen Schläuche, waren wohl zum Teil Markstränge. Sie sind ein inkonstantes, in der Ausbildung variables Attribut des Ovariums.

Bei Kaninchen nehmen die Markstränge nach Balfour (1878) in frühen Entwickelungsperioden den größten Teil der Geschlechtsdrüse als ziemlich kompakte Masse ein (Fig. 451 a). Aus gelegentlicher Verbindung mit den Bowman'schen Kapseln (Fig. 451 a) schloß Balfour auf einen genetischen Zusammenhang der Markstränge mit der Urniere, was nach den neueren Untersuchungen nicht zutrifft (s. o.).

Wenn in neuester Zeit van den Broek (1895) bei Marsupialiern die Markstränge und Schläuche vom Mesonephros ableitet, so fehlen darüber noch einheitliche Entwickelungsreihen; und wenn Giannelli (1905) bei Kaninchen die Markstränge aus Stroma bestehen läßt, so vermengt er dabei heterogene Dinge.

Später zersplittert die Masse der Markstränge mehr und mehr (Fig. 451 b) und stellt beim neugeborenen Kaninchen einen relativ kleinen Teil des Eierstockes dar (Fig. 451 c). Ihre stärkste Entwickelung beim Kaninchen haben sie nach Coert am 24. Embryonaltag als dünne, wenig verzweigte, durch Bindegewebe getrennte Epithelstränge erreicht. Im Gegensatz zum Rete enthalten sie in dieser Zeit Genitalzellen, die indessen vom 20. Tage an an Zahl sich sehr vermindern. Schon wenige Tage nach der Geburt konnte ich selbst bei Kaninchen keine Markstränge mehr entdecken.

Sie finden sich in breiter Masse beim Pferd (Born 1874), wo

sie nach der Geburt bald verschwinden; beim Kalb findet sie Mac Leod (1880) selten. Beim gleichen Tiere sowie bei Schaf und Ziege werden sie von Rieländer (1904) erwähnt.

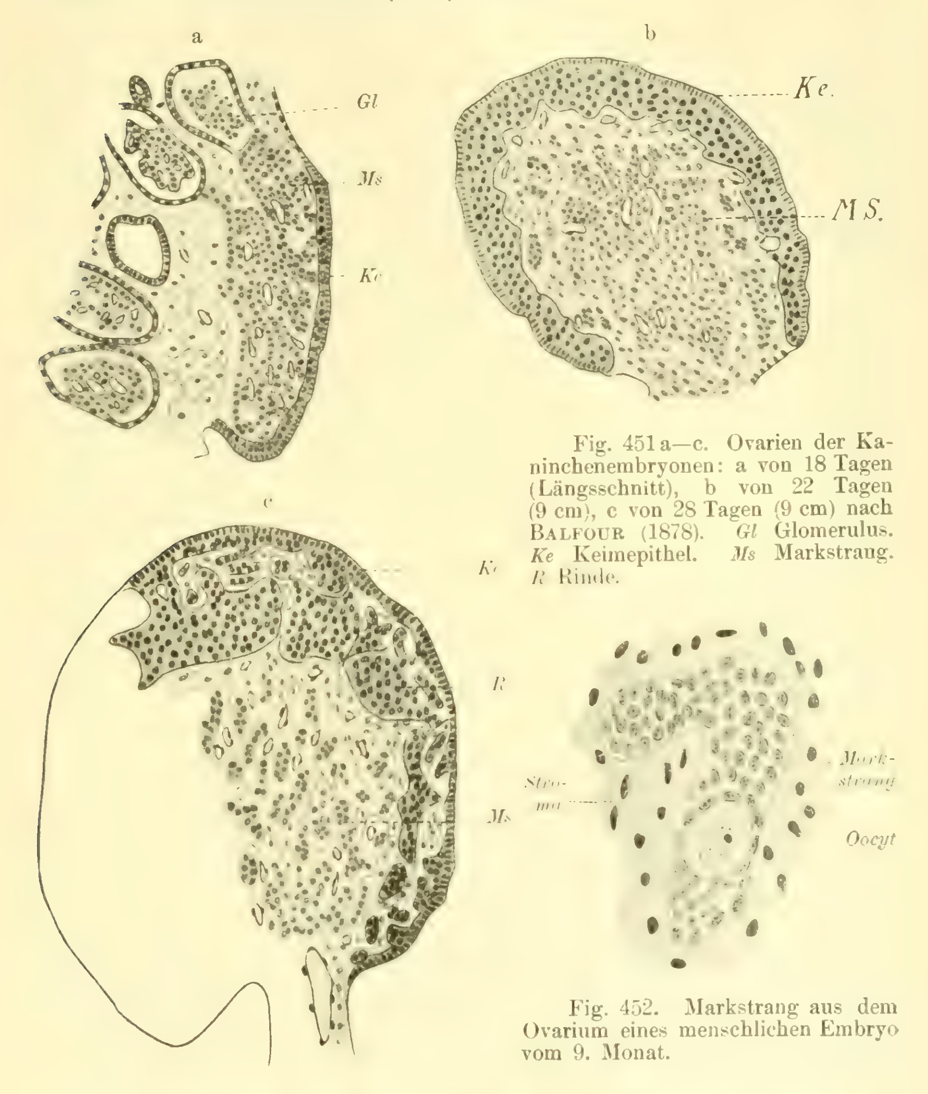


Fig. 451 a—c. Ovarien der Kaninchenembryonen: a von 18 Tagen (Längsschnitt), b von 22 Tagen (9 cm), c von 28 Tagen (9 cm) nach Balfour (1878). *Gl* Glomerulus. *Ke* Keimepithel. *Ms* Markstrang. *R* Rinde.

Fig. 452. Markstrang aus dem Ovarium eines menschlichen Embryo vom 9. Monat.

Gut entwickelte und zahlreiche Markstränge finden sich in der Regel bei Embryonen und jungen Individuen von Carnivoren: Katze. Hund. Fuchs (Waldeyer, Kölliker, Coert, Bühler), wo sie zum Teil noch nach der Geburt den größten Teil des Eierstockes bilden, wie Fig. 449 vom Fuchs zeigt. Auch bei Insectivoren erhalten sie sich noch beim ausgewachsenen Tier: Vespertilio, Talpa (Van Beneden, Mac Leod).

Beim Menschen sind Markstränge nur von Embryonen (Bühler 1894, Wichser 1899, Rieländer 1904) und Mädchen von wenigen Wochen (Rieländer) bekannt. Sie finden sich dort in wechselnder,

relativ geringer Zahl und stehen sowohl mit dem Rete ovarii wie mit der Rindenschicht in Verbindung. Ihre Zellen sind protoplasmareicher als die Rindenzellen, ihre Umhüllung ist durch eine feine strukturlose Membran gegeben. Sie enthalten einzelne Genitalzellen (Fig. 452). Bei einem 2-jährigen Mädchen und später habe ich jede Spur davon vermißt.

Aus den Marksträngen des Eierstockes entwickeln sich beim Kaninchen und Katze (Coert) und beim Menschen (s. Fig. 447b und 448) Primärfollikel durch Zerlegung in eihaltige Gruppen mit Follikelzellen. Durch diesen Prozeß und wohl auch durch Degeneration anderer Abschnitte (Giannelli 1905) verschwindet die Masse der Markstränge. Ersterer Umstand löst die Frage über die Herkunft des Follikelepithels von den Marksträngen, wie sie von Kölliker (1874, 1879, 1898, Hund), Rouget (1879, Katze, Kaninchen), Nussbaum (1880), Chiarugi (1885), Legge (1889, Meles taxus, Vesperugo) und mir selbst (1894, Mensch) behauptet worden war. Abgesehen davon, daß nicht, wie diese Autoren glaubten, die Markstränge von der Urniere stammen, sondern vom Cölomepithel (Janošik 1885, Coert 1898, Wichser 1899, Skrobansky 1903), haben sich die Beobachtungen der oben genannten Autoren als richtig erwiesen in dem Sinne, wie ich mich l. c. geäußert habe: die Markstränge bilden das Follikelepithel der in ihnen entstandenen Ovocyten; die Eier der Rindenschicht erhalten ihre Follikel ohne Beteiligung der Markstränge. Da nach dem früher Ausgeführten die Epithelien sowohl des Markes wie der Rinde sämtlich vom gleichen Cölomepithel abstammen, so ist damit der einheitliche Ursprung auch des Follikelepithels gesichert.

Lediglich historischer Wert ohne thatsächlichen Hintergrund kommt der Angabe von der Entstehung des Follikelepithels aus Bindegewebe (Foulis 1876, Berté und Cozzi 1884, Gastel 1871, Clark 1901, Hahn 1900) oder aus dem Ei selbst (Schäfer 1880, Cadiat 1880, Harz 1883, Sabatier 1883) zu.

Die Eierstocksrinde wird bald nach ihrem Auftreten durch Bindegewebe aufgeteilt und in Gruppen von Epithelzellen mit Genitalzellen, Eiballen (Waldeyer 1870) zerlegt.

Dabei findet eine Vermehrung der Epithelderivate durch mitotische Teilung, und zwar wesentlich der unveränderten Epithelzellen, aber auch der Genitalzellen (Bühler 1894, P. und M. Bouin 1900, Skrobansky 1900) sowie eine Vermehrung des Stroma statt.

Daraus resultiert ein Prozeß der gegenseitigen Durchwachsung (Waldeyer 1870, Slaviansky, Kölliker, Janošik, Mihalkovics, Bühler, Coert): denn von einseitigem Vordringen des Epithelgewebes (L. Born, Paladino) oder des Bindegewebes (Foulis, Balfour, H. Meyer, Nagel, Lange) kann bei der Wucherung auf beiden Seiten nicht gesprochen werden.

Während nun an der Oberfläche neue Epithelgruppen mit Genitalzellen dem Ovarium einverleibt werden, geht in der Tiefe die Aufteilung der Eiballen weiter. Das Endresultat ist ein (selten mehrere) Oocyt, umgeben von wenigen unveränderten Epithelzellen, das Ganze umhüllt von dünnem konzentrischem Bindegewebe, ein Primärfollikel.

Beim Menschen beginnt mit der Geburt gleichzeitig mit dem intensiveren Wachstum anderer Organe (z. B. Mamma) eine Wachstumsperiode (de Sinety 1875), als deren Resultat makroskopische Follikel auftreten (Haussmann 1875). Dies Follikelwachstum flaut aber nach wenigen Monaten wieder ab und wird erst wieder kräftiger in den

Jahren vor Pubertätsbeginn. Die erst gebildeten Follikel wachsen zu der vom reifen Follikel bekannten Form und Größe an; doch liegt zwischen der ersten Entstehung und der Reife eine bei verschiedenen Tieren verschieden lange Ruhepause mit Wachstumsstillstand.

Indessen hat sich auch die Gruppierung der äußeren Teile der Rinde vollendet, so daß mehr oder weniger lange Zeit vor der Geschlechtsreife die breite Eierstocksrinde an Parenchym nur mehr isolierte Follikel und keine embryonalen Stränge mehr enthält. Naturgemäß liegen dabei die weiter ausgebildeten Follikel in der Tiefe, die kleinen Primärfollikel näher der Oberfläche.

Die Beschaffenheit des Ovarialepithels und seine Umwandlung zu Genitalzellen und Follikelzellen hat v. WINIWATER (1899 und 1900) bei Kaninchen und Mensch studiert. Zellen mit dunklen Kernen mit unregelmäßigem Chromatin bilden die Oberflächenbedeckung. Aehnliche Zellen finden sich zahlreich in allen Eiballen als unveränderte Cölomepithelien, die späteren Follikelzellen. In den tieferen Lagen des Keimepithels liegen Genitalzellen, deren Kernnetz, aus der eben beschriebenen Kernform hervorgehend, durchsichtiger und regelmäßiger wird, versehen mit Nukleolen. Durch eine Reihe von Uebergängen (zarte Fäden, Knoten, grobe Fäden) geht diese Chromatinanordnung über in das lockere Kernnetz mit deutlichen Nukleolen der Oocyten der Primärfollikel. Die ältesten Kernformen liegen am meisten central im Ovarium, die jüngsten werden peripher gefunden. Vom zuletzt beschriebenen Stadium an tritt bis zur Eireife eine typische Kernveränderung nicht mehr ein; lediglich der Eileib wächst und belädt sich mit Dotter. Nach SKROBANSKY (1903) wären die Ausgangsformen der Zellen mit jenen beschriebenen Kernveränderungen (v. WINIWATER „noyaux protobroques") als Oogonien zu bezeichnen, die unter typischer Aenderung des Kerngerüstes zu Oocyten werden.

Ueber die specielle Oogenese verweise ich auf den I. Teil dieses Handbuches, Abschnitt Geschlechtszellen von WALDEYER, speciell p. 332 ff. und p. 353 ff.

Schon während der Entwickelung gehen zahlreiche Genitalzellen durch Degeneration und amniotische Teilung unter (v. WINIWATER). Der gleichen Degeneration fällt auch in der Folgezeit ein großer Teil der Ovarialeier aller Größen zum Opfer.

Die Form der Eiballen und die Anordnung ihrer Baubestandteile ist bei den einzelnen Tierarten etwas verschieden. Beim Kaninchen bilden sie zur Zeit der Geburt grobe runde Haufen mit sehr zahlreichen unveränderten Epithelzellen; aus diesen letzteren bilden sich zum Teil weitere Genitalzellen, zum größeren Teil aber Follikelzellen. Kurze Zeit nach der Geburt nehmen die neuentstehenden Eiballen an Massigkeit und an Zellreichtum ab, so daß etwa 4 Wochen nach der Geburt nur noch kleine Zellgruppen mit einzelnen wenigen Genitalzellen oder direkt Primärfollikel gebildet werden (BÜHLER 1894). Bei Katzenembryonen besitzen die Eiballen mehr Strangform mit wenig unveränderten Epithelzellen, so daß hier die Bezeichnung Rindenstränge paßt (COERT). Beim menschlichen Embryo ist eine deutliche Bildung von Eiballen oder Rindensträngen nicht zu erkennen. Die Rinde bildet mehr ein regelloses Gemenge von Epithelzellen und Genitalzellen mit feinen Bindegewebsfibrillen (siehe Fig. 447a und b).

Die Bildung der Albuginea bewirkt nicht, wie beim Hoden, die

Isolierung eines besonderen Oberflächenepithels, da ihr ein neuer Entwickelungsschub nachfolgt, der zur Entstehung der Eierstocksrinde führt. Immerhin bildet sich unter der oberflächlichsten Zellschicht schon zu einer Zeit, während die Rinde noch im vollen Wachsen begriffen ist, eine feine Linie mit weniger flachen Kernen (HANS MEYER 1890, WICHSER, menschlicher Embryo 1899) (vergl. Fig. 447 b).

So differenziert sich eine oft mehrschichtige Epithellage mit ungleichförmigen Zellen als Oberflächenschicht des Ovariums. Indem sich dieselbe mehr und mehr dem Charakter eines einfachen, niedrigen Cylinderepithels nähert, trägt sie noch eine Zeitlang durch Zellvermehrung zum Wachstum der Rinde bei. Mitosen, deren Achsen senkrecht zur Oberfläche stehen, führen zur Einverleibung neuer Genitalzellen und Follikelzellen ins Innere des Eierstockes, bis schließlich diese Neubildung erlischt, und das Keimepithel nach stärkerer Ausbildung einer bindegeweblichen Grundlage, der sekundären Albuginea, zur Ruhe kommt. Am längsten erhält sich seine Proliferationsfähigkeit noch in der Umgebung des Hilus (BÜHLER 1894) ähnlich wie bei Sauriern. Aber noch zu einer Zeit, da die sekundäre Albuginea schon deutlich geworden ist, setzt das Keimepithel an einzelnen Stellen seine Wucherung fort. So kommen jene oft (WALDEYER 1870, ROUGET 1878, VAN BENEDEN 1880, BÜHLER 1894, KÖLLIKER 1898) beschriebenen Epithelschläuche und Zapfen zu stande, die mehr oder weniger tief, oft tangential umbiegend, in die Albuginea eindringen und selten mehr Ureiern den Ursprung geben (v. WINIWARTER 1900). Wo sie dies doch thun, da scheinen diese primären Follikel von vornherein dem Untergang bestimmt (BÜHLER, Kaninchen). Diese kurzen Epithelschläuche dürfen nicht verwechselt werden mit den oft tiefen Falten in der Oberfläche der meisten jungen Eierstöcke.

Bei den meisten Säugern, soweit gegenwärtig die Beobachtungen reichen, schließt die Eibildung kurz vor oder nach der Geburt ab (Katze, Wiederkäuer [BONNET 1891]). Beim Kaninchen ist nach v. WINIWATER die Bildung neuer Eizellen 10 Tage nach der Geburt vollendet. Bei einigen (Fuchs: Pferd [BONNET 1891]) ist sie noch mehrere Monate nach der Geburt im Gange. WICHSER (1899) fand bei einem 2-jährigen Mädchen noch eihaltige Keimepithelstränge. Doch sistiert in allen Fällen eine Entstehung neuer Follikel in der Regel lange vor Erreichung der Geschlechtsreife, und die weitere Entwickelung des Eierstockes ist nur ein Wachstum des schon Bestehenden. Die am meisten central gelegenen Primärfollikel eilen den oberflächlichen in der Größenzunahme des Eies wie des Follikels voraus. Das Follikelepithel wird mehrschichtig; durch auftretende Spalträume in denselben kommt es zur Bildung von liquorgefüllten Höhlen, die indessen bei Monotremen fehlen und bei einzelnen anderen Formen (Fledermäusen) sehr unbedeutend sind.

Die Follikel, soweit sie nicht der Atresie verfallen, drängen sich an die Oberfläche vor, um bei eingetretener Reife ihren Inhalt durch Platzen zu entleeren. Die entstandene Narbe, Corpus luteum, geht bei ihrer Rückbildung gleich den Resten unreif degenerierter Follikel im Eierstockstroma unter.

An Stelle der so verloren gegangenen Follikel wachsen andere Primärfollikel, so daß ein periodischer oder kontinuierlicher Nachschub statthat. Dieser Nachschub dauert so lange, als das im ersten Entwickelungsstadium angelegte Follikelmaterial ausreicht.

Senilen Ovarien fehlt nach dem Untergang jenes Materials die weitere Möglichkeit der Ovulation. Vom Menschen sowie vom Affen (MAC LEOD 1881) wird im Alter auch ein Untergang des Oberflächenepithels angegeben. Eine Neubildung von Genitalzellen und Follikeln im höheren Alter beim Menschen wird von PALADINO (1884—1898) und AMANN (1899) angenommen; doch ist zu bezweifeln, ob es sich dabei überhaupt um Eier, und wenn ja, um entwickelungsfähige handelt. Aus schlauchförmigen Einsenkungen geschlechtsreifer Ovarien (PFLÜGER 1863, KOSTER 1868, SLAVIANSKY 1873, W. NUSSBAUM 1880), darf nicht ohne weiteres auf Eibildung geschlossen werden. Eine Entstehung von entwickelungsfähigen Eiern oder Follikeln aus denselben ist nicht nachgewiesen, und die Möglichkeit hierfür wird anderen Beobachtern davon (ROUGET 1879, VAN BENEDEN 1880, BÜHLER 1894, v. KÖLLIKER 1898, v. WINIWARTER 1900) in Abrede gestellt. Indessen mag ihnen mit Recht einige Bedeutung in der Pathologie des Eierstockes zugesprochen werden (MARCHAND 1879). Das Stromagewebe wächst mit den Epithelbestandteilen, indem es dieselben aufteilt und die wachsenden Follikel mit stärker werdenden Hüllen umkleidet. Die schwache primäre und die kräftigere sekundäre Albuginea wurden erwähnt; ebenso bildet sich reichliche Anhäufung von Bindegewebe im Hilus in der Umgebung des Rete ovarii, einem Mediastinum testis entsprechend.

In wechselnder Menge treten in dem zum Teil spindelzelligen Ovarialstroma größere Zellen mit runden Kernen auf, die interstitiellen Zellen, von gewöhnlichen Stromazellen stammend (COERT 1898: bei Katze von 9,4 cm). Sie zeigen sich hauptsächlich in der Theca interna der Follikel. Im übrigen Ovarialstroma sind sie wenig entwickelt beim Menschen und der Maus (PLATO 1897), zahlreich beim Pferd (L. BORN 1874, TOURNEUX 1879), wechselnd bei Kaninchen und Katze, wo sie besonders reichlich als Produkt der Theca untergegangener Follikel zu finden sind. Ueberaus zahlreich sind sie nach KÖLLIKER (1898) bei Maulwurf, Marder, Katze. Ihre Entwickelung soll zusammen mit den interstitiellen Zellen des Hodens später (p. 738 f.) besprochen werden. Sein Blut bezieht der sich entwickelnde Eierstock direkt aus der Aorta (CLARK 1901) durch eine Arterie, die dicht neben der letzten Urnierenarterie entspringt und sich vom Hilus ovarii aus, das Mark mit ihren Aesten durchziehend, baumartig gegen die Oberfläche hin verzweigt.

Makroskopisch ist das Ovarium ein längliches Gebilde, manchmal sogar bandförmig, im Gegensatz zum Hoden, der schon früh sich durch rundliche Form davon unterscheidet. Beim Menschen hat der Eierstock in den ersten Monaten eine gerundete Oberfläche. Etwa vom 4. Fötalmonat an erhält er die Form eines dreiseitigen Prismas an dessen vertiefter Basis das Mesovarium inseriert (pilzförmiger Querschnitt). Die beiden frei über das Mesovarium herausragenden Enden sind zugespitzt. Diese Anpassungsform an die übrigen Baucheingeweide behält das Ovarium bei bis gegen die Pubertätszeit hin. Die Ausbildung der Ovarialfalte soll bei Darstellung der Bandapparate (p. 806) Besprechung finden.

Eine eigenartige Formentwickelung macht der Pferdeeierstock durch (L. BORN 1874). Im 10. Fötalmonat beginnt derselbe durch Einziehung der freien Kante Bohnenform anzunehmen. Der entgegengesetzte Rand sitzt ohne Mesovarium direkt auf dem Ligamentum latum auf. Der An-

heftungsrand des Peritoneums schiebt sich in der letzten Zeit vor und in der ersten Zeit nach der Geburt über das ganze Ovarium weg. Der Erfolg ist, daß beim erwachsenen Pferd der ganze Eierstock mit Ausnahme einer kleinen vertieften Stelle extraperitoneal zwischen den Blättern des Ligamentum latum liegt. Nur an jener freien kleinen Stelle erhält sich das ursprüngliche Keimepithel, und nur dort können reife Eier beim Follikelsprung austreten.

Die erste Kenntnis von der histologischen Entwickelung des Eierstockes ist zurückzuführen auf den Namen Valentin (1835 und 1838). Während vor ihm von Johannes Müller (1830) und Rathke (1832) das Ovarium nur insoweit beschrieben wird, daß es den falschen Nieren aufsitzt und in seiner Lage zum Ausführgang Berücksichtigung findet, beschreibt Valentin (Schwein) sein erstes Auftreten als Bauchfellfelte längs der Innenseite des Wolff'schen Körpers; es ist ein längliches weißes Körperchen, das sich nach vorn und hinten in eine solide Falte auszieht. In seinem Innern treten zahlreiche Körner einzeln oder in Häufchen auf. Seine Oberfläche furcht sich, und aus den so gebildeten Längsleisten bilden sich Röhren, die Ursprungsstellen der Follikel. Isolierte Follikel erscheinen beim Menschen erst nach dem 6. Fötalmonat.

Von da ab drehte sich die Hauptfrage um die Entstehung der Eier und der Follikel; das Ovarium nahm man als etwas Gegebenes an. Barry (1838), der zahlreiche Arten aus allen Wirbeltierklassen unsersuchte, Bischoff (1842), Steinlein (1847), Kölliker (1861), Quincke (1863) lassen die Follikel als dichte Zellgruppen im Stroma entstehen, wobei bald dem Keimbläschen (Barry, Steinlein), bald dem Follikel (Bischoff, Quincke), in welchem eine centrale Zelle sich zum Ei ausbildet (Kölliker 1861) die Priorität des Entstehens zugeschrieben wird. Die Eibildung in Schläuchen hat Pflüger wieder mit Bestimmtheit aufgestellt und auch entgegen der bisherigen Meinung, daß Eifollikel oder Schläuche in loco aus Bildungsgewebe entstehen, die Vermutung angedeutet, daß das Oberflächenepithel des Eierstockes Quelle jener Schläuche sei. Diese Annahme ist von Waldeyer (1870) zum Beweis erhoben worden. Die ursprüngliche Meinung dieses Autors, als ob das Keimepithel etwas sui generis sei, wurde von Kapff (1872) dahin korrigiert, daß es sich um nichts anderes als um Cölomepithel handle. Als nach Waldeyer speciell Kölliker (1874) und Rouget (1879) die Markstränge in ihrem Zusammenhang mit den Follikeln einerseits und den Urnierenkanälchen andererseits studiert hatten, als Van Beneden auf das Rete ovarii als ein besonderes Gebilde aufmerksam gemacht hatte, waren die Bauelemente des Eierstockes festgelegt.

War der lokale Zusammenhang zwischen dem entstehenden Ovarium und dem Wolff'schen Körper schon vor Valentin bekannt, so hat sich doch die Annahme von His (1865), daß das Ovarium ein umgewandelter Glomerulus sei, als irrtümlich erwiesen. Immerhin verdanken wir diesem Autor außer einer klaren Uebersicht über die allgemeine Struktur des Eierstockes eine gründliche Schilderung über dessen Stromagewebe (Kornzellen).

Entwickelung des Hodens.

Ein Bild des eben deutlich differenzierten Hodens ist in Fig. 455 vom Kaninchen von 18 Tagen dargestellt.

Das Oberflächenepithel bildet eine einfache Lage, die an der Grenze des Organs allmählich in das flache Cölomepithel übergeht. Das Epithel der Seitenflächen ist platt; an der Kuppe erhält sich das höhere Epithel noch bis nach der Geburt. Daselbst liegen noch vereinzelt Genitalzellen, von denen aber angesichts der derben Albuginea eine Weiterentwickelung nicht zu erwarten ist. Ohne jeden Zusammenhang mit dem Keimepithel sind die zu Tubuli contorti umgewandelten Keimstränge. Sind sie auch noch nicht überall vom Stromagewebe deutlich abgesetzt, so tritt doch eine Membrana propria mit flachen Kernen vielerorts deutlich hervor. Dadurch und durch die beträchtliche Größenzunahme der einzelnen Kanälchen unterscheiden sie sich klar von den Marksträngen des Eierstockes. In der Hilusgegend liegt das Rete testis, bestehend aus einem dunkel färbbaren Netz anasto-

motischer Stränge, mit welchen bereits einzelne Tubuli seminiferi in Verbindung getreten sind. Ein Zusammenhang mit den benachbarten Kapseln der MALPIGHI'schen Körperchen besteht zu dieser Zeit noch



Fig. 453. Querschnitt durch den Hoden eines Kaninchenembryo von 18 Tagen (nach COERT 1898).

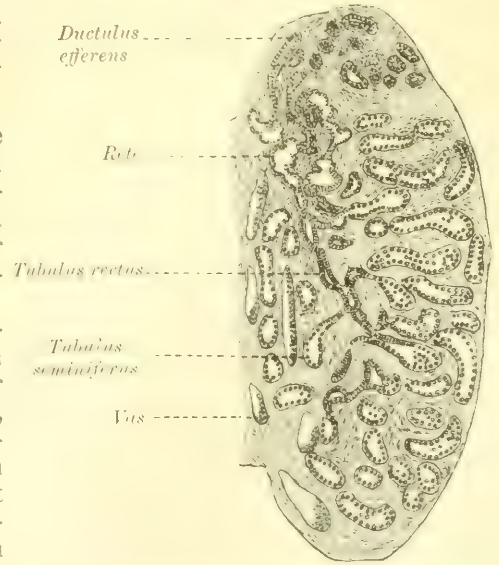


Fig. 454. Längsschnitt durch den Hoden eines neugeborenen Kaninchens; halbschematisch (nach COERT 1898).

nicht. Zellreiches Bindegewebe trennt die Sammenkanälchen voneinander und bildet als periphere Schicht die Albuginea und als centrale Lage in der Umgebung des Rete das Mediastinum tetis.

Eine weitere Entwickelungsstufe vom neugeborenen Kaninchen stellt Fig. 454 dar (vergl. damit Ovarium, Fig. 448, p. 726). Abgesehen vom Nebenhoden, der dem Hoden kranial aufsitzt, unterscheidet man: 1) das platte Oberflächenepithel; 2) die gewundenen Tubuli seminiferi mit rundlichem, zum Teil mehrschichtigem Epithel, mit Lumen: 3) das Rete testis, das mit seinen verzweigten Schläuchen von kranialwärts, wo es

mit dem Nebenhoden in Zusammenhang steht, in das Innere der Drüse vordringt: 4) kurze Verbindungsstücke zwischen Rete und Samenkanälchen, die Tubuli recti mit dunklem kleinen Epithel und schmalerem Lumen; 5) das Stroma mit Albuginea und Mediastinum und verbindenden Septula testis.

Damit ist im Prinzip der Bau des Hodens vollendet und wesentliche Aenderungen treten, von der Größenzunahme abgesehen, bis zur Geschlechtsreife nicht mehr ein.

Ueber die Herkunft der genannten Bestandteile des Hodengewebes herrscht unter den Angaben der Autoren noch keine Uebereinstimmung. Unbestritten ist eigentlich nur die Ableitung des Hodenoberflächenepithels vom Cölom.

Daß dieses Epithel auch die Genitalzellen aus sich hervorgehen läßt, ist zwar ziemlich allgemein anerkannt, doch keineswegs ohne Widerspruch (O. Schultze 1897).

Speciell mit Bezug auf die Ableitung der Epithelkanäle des Hodens bestehen eine Reihe verschiedener Meinungen.

Eine alte Schule aus der Zeit, in welcher man überhaupt alle Drüsenschläuche aus einem einheitlichen Stroma heraus sich differenzieren ließ, nahm die gleiche Entstehungsweise auch für die Hodenkanäle an: Joh. Müller (1830), Rathke (1832), Valentin (1835).

Eine andere Theorie (Urnierentheorie) leitet, dem Vorgang von Waldeyer (1870) beim Huhn folgend, mindestens das Rete testis (O. Hertwig 1890), mit Wahrscheinlichkeit aber auch die gewundenen Samenkanälchen von der Urniere ab, welche Annahme für Säugetiere als erster Kölliker (1879) durch Präparate stützen wollte. Dieser Lehre fehlt es zwar nicht an Anhängern, wohl aber an Beweisen, die sich auf Beobachtungen am indifferenten Stadium stützen. Der Vergleich mit anderen Wirbeltieren war hier bestimmend.

Janošik, Nagel, Coert, Allen, systematische Bearbeiter indifferenter Stadien, sind, wie wir gesehen haben, alle zur Ansicht gekommen, daß sowohl Tubuli seminiferi wie Rete mit Tubuli recti für die Säugetiere vom Cölomepithel abzuleiten sind. Diese Anschauung bietet deshalb am meisten Gewähr für Richtigkeit. In der jüngsten Zeit sind für diese Ansicht Mac Callum (1901/1902, Schwein, Mensch) und Whitehead (1904) eingetreten.

Es erübrigt noch, einige Details der Entwickelung zu besprechen.

Die Thätigkeit des Keimepithels ist im wesentlichen bei Männchen nach Bildung der Keimstränge, also mit eintretender Differenzierung, erschöpft. Indessen zeigen vereinzelte Genitalzellen und kurze Andeutungen zu Zapfenbildung noch nach Ausbildung der Albuginea die Absicht des Keimepithels an, ähnlich wie beim Ovarium eine zweite Wucherungsperiode der ersten folgen zu lassen (Janošik 1891). Doch geht den Produkten dieser zweiten Epithelproliferation die Entwickelungsfähigkeit ab.

Die Tubuli seminiferi contorti (Fig. 455) sind in der ersten Zeit solide Stränge, mit ungleichmäßigem, mehrschichtigem Epithel. Die Genitalzellen büßen ihr typisches Ansehen ein: doch sind außer kleinen Epithelzellen mit hellen Kernen größere Zellen erkennbar (Coert, Kaninchen), die sich wahrscheinlich von Genitalzellen der indifferenten Drüse herleiten und als Spermatogonien zu deuten sind. Dieselben erreichen bei menschlichen Embryonen eine Größe von 14

bis 16 μ (NAGEL). Zur Zeit der Geburt nehmen diese Zellen rasch durch Mitose an Zahl zu, so daß die kleineren Epithelzellen (Stützzellen) mehr zurücktreten. Ob aus letzter Zellform auch Spermatogonien hervorgehen können (ALLEN 1904), ist nicht sichergestellt. ALLEN nimmt an, daß beim Hoden (wie auch beim Ovarium) die erste Generation der Genitalzellen aus Keimepithel und Keimsträngen durch Fettdegeneration untergeht und durch neue Genitalzellen aus den unveränderten Epithelien der Keimstränge ersetzt wird, eine Ansicht, mit welcher dieser Autor allein steht. Spermatogonien finden sich in allen Schichten des Epithels, an welchem sich da und dort eine palissadenartige Anordnung der Zellen geltend macht.

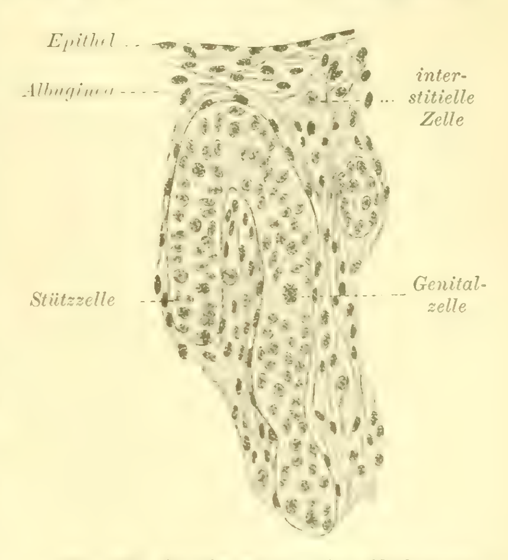


Fig. 155. Randpartie aus dem Hoden eines menschlichen Embryo von 3,5 cm gr. L. (Präparat von Dr. H. MEYER-Rüegg).

Ein Lumen der Samenkanälchen tritt zur Zeit der Geburt oder später in ähnlicher Weise wie bei den Eifollikeln durch Dehiscenz der centralen Zellen auf. Eine Membrana propria der gewundenen Samenkanälchen, die auf die peripheren Abschnitte der Tubuli recti übergeht, bildet sich bei Kaninchenembryonen von 24 Tagen (COERT) als strukturlose Haut mit flachen Zellen.

Beim Wachstum schlängeln sich die Tubuli contorti mehr und mehr; sie bleiben durch zahlreiche Anastomosen verbunden (MIHALKOVICS [1873], JANOŠIK, NAGEL, COERT, ALLEN).

Den geschilderten Charakter behalten die Samenkanälchen lange Zeit nach der Geburt bei. HERMANN (1889) beschreibt von der jungen Maus ihr Epithel als zusammengesetzt aus Spermatogonien und Follikelzellen. Erstere mit hellem Protoplasma und lockerem Kerngerüst, die sehr an junge Eizellen erinnern, vermehren sich stark durch Mitosen. Die Follikelzellen, bei der neugeborenen Maus zahlreicher als jene, sind kleiner und dunkler, mit den charakteristischen Nucleoli der Stützzellen versehen, und hüllen die Spermatogonien ein. Bei späterer relativer Verminderung liegen sie mehr vereinzelt zwischen den Spermatogonien. Im späteren Leben soll es nach REGAUD (1899—1902) zum Untergang einzelner Samenkanälchen kommen, deren im Stroma liegende Produkte (MATTHIEU 1898, Schwein) zur Meinung verführt haben (STEPHAN 1902, Sperling), als ob nachträglich noch eine Neudifferenzierung von Tubuli seminiferi aus Bindegewebe stattfinde.

Das Rete testis, ähnlich im Bau wie das Rete ovarii, besteht aus einem Gerüstwerk von Kanälen mit verschieden weitem Lumen und meist einschichtigem, niedrig cylindrischem Epithel (bei Marder und Meerschweinchen flach [MESSING 1877]). Da beim Kaninchen das

Rete in einen kranialen Abschnitt außerhalb der Region der Tubuli seminiferi und mit einem kaudalen Abschnitt tief in dieselbe hineinragt, unterscheidet Coert einen extraglandulären von einem intraglandulären Teil des Rete. Vollständig extraglandulär entwickelt sich dasselbe bei Katze und Mensch, ferner bei Insectivoren, während Nager und Huftiere die gemischte Form zeigen (Messing).

Aus unentwickelten Verbindungsstücken des Rete zur Urniere sollen sich Cysten entwickeln können (Roth 1876).

Die Tubuli recti sind Auswachsungen des Rete mit gleichem Lumen und gleichem Epithel wie dieses. Genitalzellen im Rete testis will Allen noch im Hoden des neugeborenen Kaninchens gesehen haben.

Das Stromagewebe besteht ursprünglich, wie im indifferenten Stadium, aus verästelten Zellen mit länglichen dunklen Kernen und wenig Protoplasma.

Aus diesen gehen direkt die Spindelzellen hervor, die sich im fibrillären Gewebe der Albuginea der Septula und des dicht gewebten Mediastinums finden.

In diesem Zwischengewebe bilden sich relativ spät größere Zellen mit blasigen Kernen und großem, polygonalem Zellleib, die interstitiellen Zellen, die zuerst von Leydig (1850) als allgemeines Attribut des Säugetierhodens beschrieben worden sind. Nur das Mediastinum testis pflegt davon frei zu bleiben. Ihr erstes Erscheinen bei Embryonen datiert beim Kaninchen mit 18—20 Tagen (Coert 1898), bei der Katze mit 7 Wochen (Plato 1897), beim Pferd mit 30 cm Körperlänge (Tourneux 1879), beim Menschen mit 5—10 cm größter Länge (Tourneux, Nagel 1889).

Bei Schweinsembryonen findet sie Allen (1904) mit einer Körperlänge von 2,5 cm; von 15 cm Länge degenerieren sie indessen bei diesem Tier wieder in großer Zahl. Der letztere Umstand ist nach Whitehead (1904) dem gerade in dieser Zeit stärker einsetzenden Wachstum der Samenkanälchen zur Last zu legen. Erst bei Schweinen von 20 cm Länge beginnt nach dem letztgenannten Autor eine neue, weniger intensive Wachstumsperiode der interstitiellen Zellen. Es erinnert dies an das Verhalten beim Menschen, wo nach Hofmeister (1872) die Masse der interstitiellen Zellen im 4. Fötalmonat $^2/_3$, im 8. Lebensjahre $^1/_{10}$ des Hodenvolumens ausmacht; erst gegen die Pubertätszeit hin findet man wieder eine relative Vermehrung des genannten Gewebes.

Die Beurteilung der Bedeutung der interstitiellen Zellen im funktionierenden Hoden gehört nicht in den Rahmen der Entwickelungsgeschichte. Doch will eine französische Schule (ähnlich Loisel [1902] bei Vögeln) der Gesamtheit der interstitiellen Zellen unter dem Namen einer „glande interstitielle“ schon embryonal eine „innere Sekretion“ (Regaud u. Policard 1901—1902, Félizet u. Branca 1902) beimessen, im Sinne einer das allgemeine Wachstum fördernden Substanz; die Wirkung soll verwandt sein derjenigen der Thymus, welche nach ihrer Verfettung durch jene interstitielle Drüse ersetzt werden soll (Calzolaris 1898, Loisel 1902). Aehnlichen Zwecken soll nach Bouin u. Ancel die „glande interstitielle de l'ovaire“ dienen. Da die Reindarstellung obiger Substanz zur Zeit noch aussteht, erheben sich die vorstehend genannten Ansichten nicht über den Wert einer geistreichen Hypothese. Sachliche Beobachter, wie R. Fränkel (1905),

können sich, was das Ovarium betrifft, wegen der großen Verschiedenheiten in der Ausbildung des interstitiellen Gewebes der genannten Hypothese nicht anschließen.

Die histogenetische Entwickelung des interstitiellen Gewebes der Keimdrüse mit den charakteristischen Zellen möge hier für Hoden und Ovarium gemeinsam besprochen werden. Eine Homologie für beide Geschlechter haben ja WALDEYER (1874), TOURNEUX (1879), NUSSBAUM (1880), JANOŠIK (1888), PLATO (1897) festgestellt; eine solche ist auch durch die Untersuchungen von SIMON (1903, Ovarium), WHITEHEAD (1904, Hoden) über den parallelen Entwickelungsgang erwiesen worden.

Wenn wir absehen von den Angaben von HARVEY (1875), der in den interstitiellen Zellen Nervenelemente sehen wollte, von NUSSBAUM (1880), der sie für abortive Genitalzellen hielt, von MIHALKOVICS (1873), der sie den Nebennierenzellen verwandt glaubte, so dreht sich die Hauptfrage darum, ob jene Zellen mesenchymatischer oder epithelialer Abkunft seien. Neben Autoren, die ohne entwickelungsgeschichtliche Studien die interstitiellen Zellen für epithelial halten (v. BARDELEBEN 1897, v. LENHOSSÉK 1897, BEISSNER 1898, BÖHM u. DAVIDOFF 1895, PALADINO 1887, CHIARUGI 1885, letztere drei für Abkömmlinge der Urniere), glaubte SCHULIN (1881), dieselben für Produkte des Keimepithels, HARZ für Derivate des Mesonephros („Segmentalsystem") ansehen zu müssen. Beide haben den entwickelungsgeschichtlichen Beweis für ihre Ansicht nicht erbracht; es liegen zum Teil offenkundige Verwechslungen mit Marksträngen vor.

Für die bindegewebliche Natur der interstitiellen Zellen sind speciell eingetreten: LEYDIG (1850) und HIS (1865, nimmt auch Beteiligung von Leukocyten an), ihre Entdecker bei Hoden und Ovarien; ferner BOLL (1871), HOFMEISTER (1872), TOURNEUX (1879), v. KÖLLIKER (1879), VAN BENEDEN (1880), MAC LEOD (1880/81) u. A., freilich meist ohne Studium ihrer Embryonalentwickelung. Auch COERT (1898), v. WINIWARTER (1900) und ALLEN (1904) bezweifeln nicht ihre mesenchymatische Natur, wenn sie auch eine Entstehung von Mesenchym aus Cölomzellen noch bei der ersten Anlage der Keimdrüsen annehmen.

Specielle Untersuchungen über die Entwickelung der fraglichen Zellen besitzen wir über Ovarien von LIMON (1903), über Hoden von WHITEHEAD (1904), über beide Geschlechter von PLATO (1897). Alle Genannten finden übereinstimmend, daß die interstitiellen Zellen von den gewöhnlichen Stromazellen durch Kern- und Zellwachstum, durch Strukturänderung des Kernes, durch Aufnahme von gelblichem Pigment und Fettsubstanz im Zellkörper abzuleiten sind. Das Pigment erscheint früher als die fettartige Substanz (JANOŠIK 1885, PLATO 1897); es bleibt überwiegend in den fettarmen Hoden des Pferdes, des Schweines, der indischen Fischotter, der Gazelle, des Menschen, während andererseits die Fettsubstanz reichlicher auftritt bei Katze, Maus, Hund, Kaninchen (PLATO 1897). Im Ovarium findet sich reichlich Fettsubstanz bei Katzen (PFLÜGER 1863, PLATO 1897), wenig beim Schwein und bei der Maus (PLATO).

Was die Entwickelungszeit anbetrifft, so ergiebt sich aus den oben gemachten Angaben, daß die interstitiellen Zellen bei Männchen in der Fötalzeit, bei Weibchen postfötal, also bedeutend später auftreten. Bei letzteren sind sie im wesentlichen an die Bildung einer

Theca interna folliculi gebunden (Limon 1903, neugeborene Ratte). Es ist dies, soviel ich gesehen habe, der einzige Ort, wo sie z. B. bei jungen Kaninchen zu finden sind; erst mit dem reichlicher werdenden Untergang von Follikeln durch Ovulation und Atresie werden sie im ganzen Stroma überwiegend reichlich. Im menschlichen Eierstock, wo sie überhaupt im Verhältnis zur Masse der Spindelzellen spärlich sind, zeigen sie sich im interfolliculären Gewebe erst während eingetretener Gravidität (Schnell).

Im Hoden des Schweines (vom Embryo von 24 mm an) unterscheidet Whitehead (1904) zwischen subalbuginealen interstitiellen Zellen und solchen der Septula. Letztere erscheinen früher und erreichen bessere Ausbildung. Postembryonal fanden Félizet et Branca (1902) als Quelle für interstitielle Zellen die bindegeweblichen Hüllen der Samenkanälchen, analog dem Vorgang bei der Follikelatresie (Rabl 1898, Limon).

Ein Anschluß der interstitiellen Zellen beider Geschlechter an Blut- und Lymphgefäße und ihre reiche Vaskularisierung hat verschiedentlich dazu geführt, ihre Entstehung an diese Gefäße zu knüpfen; nach Limon und Whitehead ist dies Zusammentreffen kein genetisches, sondern ein topographisches: die Gefäße verlaufen naturgemäß in den fibrillär-bindegeweblichen Septen, welche die Gruppen der genannten Zellen umgeben.

In senilen Ovarien (Mensch, Kaninchen) habe ich interstitielle Zellen vermißt: sie haben sich zu gewöhnlichen Spindelzellen umgebildet. Betreffend den Hoden finde ich hierüber keine Angaben.

Die arterielle Blutversorgung des Hodens geschieht durch eine Arterie, die gleich wie die Eierstocksarterie aus der Aorta entspringt, indessen nicht in den Hilus des Organes eindringt, sondern, über dessen größte Konvexität in der Albuginea verlaufend, ihre Aeste in die Septula testis hinein abgiebt (Clark 1901).

In seiner Form zeichnet sich der Hoden schon bald nach der geschlechtlichen Differenzierung durch größere Rundung vor dem Ovarium aus: er erreicht auch in embryonaler Zeit schon eine bedeutendere Größe als das letztere. Makroskopisch zeichnet er sich schon früh dank seiner kräftigen Albuginea durch weiße Farbe vor dem rötlichen Eierstock aus.

Sein Bandapparat soll später gelegentlich des Descensus besprochen werden.

Wie beim Ovarium verdanken wir auch beim Hoden die früheste Kenntnis von der ersten Entwickelung bei Säugetieren Valentin (1835—38). Er entsteht nach diesem Autor als rundliches Körperchen aus der Falte der Keimdrüsen. Die Körner seines Parenchyms gruppieren sich zu Samenkanälchen. In der folgenden Zeit klärte sich das Verständnis der Hodenentwickelung bei Säugern weniger durch direkte Beobachtungen an diesen Tieren als vielmehr durch Untersuchung speciell bei Vögeln. Die Schilderung dieser Vorgänge, wie sie im Vorstehenden gegeben wurde, basiert auf Errungenschaften der Neuzeit.

Bildungsfehler der Keimdrüsen der Säugetiere.

Es können hier natürlich nur solche Anomalieen aufgeführt werden, die entwickelungsgeschichtliches Interesse bieten.

Dazu gehören die accessorischen Keimdrüsen. Solche sind besonders vom menschlichen Weibe als überzählige Ovarien bekannt und erreichen in der Regel nicht den Durchmesser von $^1/_2$ cm. Sie sitzen meist am Mesovarium dicht beim Ovarium selbst (Waldeyer

1870, BEIGEL 1877, MANGIAGALLI 1880, SÄNGER 1883, FALK 1891, RUPPOLD 1894, THUMIN 1898), auf dem Ligamentum ovarii (GROHE 1863), gegen das Tubenostium hin (DE SINETY 1875) oder in der Nähe des typischen Ovariums auf dem Ligamentum latum (KLEBS 1864, FALK 1891). Sie enthalten kleine Follikel und neigen zu pathologisch-cystischer Entartung. Die Gynäkologen, welche solche Ovarien beobachteten, neigten zur Ansicht, daß durch peritonitische Stränge meist in fötaler Zeit eine Durchschnürung oder Zersprengung vom ursprünglich einheitlichen Eierstocke erfolgt sei. Näher liegt die Annahme, daß schon zur Zeit der ersten Anlage der Keimdrüse kleine abgesprengte Inseln von Keimepithel im Cölomüberzug der Urniere sich entwickelt haben. Eine gleiche Erklärung verdient wohl der von LOSSEN (1899) beschriebene Fall eines überzähligen Hodens. Denn nach den oben erwähnten Funden von Genitalzellen außerhalb der Keimdrüsenanlage dürfen wir annehmen, daß die Möglichkeit, Keimepithel und damit Keimdrüsengewebe zu bilden, einer ausgedehnteren Partie des Cöloms zukommt, als wir in der Regel zu sehen gewohnt sind. Speciell mag dies gelten für die ursprüngliche kaudale Fortsetzung der Keimdrüse, die nach ALLEN zum Lig. ovarii wird.

Zwitterbildung der Keimdrüsen (Hermaphroditismus verus s. glandularis) liegt auch für die Säugetiere in Anbetracht der ontogenetischen und phylogenetischen Entwickelung nicht außerhalb der Möglichkeit, wenn sie auch freilich sehr selten eintritt. Prägen sich ja doch im Entwickelungsgang der primären Keimdrüse bei beiden Geschlechtern sowohl die Unterscheidungsmerkmale des Hodens wie des Eierstockes, wenn auch in verschiedenem Grade, aus (JANOŠIK 1885—91).

Ohne uns auf eine Kritik der zahllosen Litteraturangaben über Zwitterbildungen einzulassen, scheiden wir an dieser Stelle alle diejenigen aus, für welche mikroskopische Präparate der fraglichen Keimdrüsen nicht vorliegen. Wenn wir dabei auch den absoluten Skepticismus NAGEL's (1898) nicht teilen, so wird auf diese Weise das Positive sehr beschränkt. Vor allen Dingen sind niemals auf einem Individuum von Säugern beiderlei Keimdrüsen zur Funktionsreife gelangt, sondern mindestens das eine Geschlecht ist auf niederer Entwickelungsstufe stehen geblieben. Angesichts der ursprünglich gleichartigen Keimdrüsenanlage für beide Geschlechter wird eine Täuschung in Bezug der Sexualität solcher rudimentärer Organe leicht unterlaufen. Als einzig sichere Charakteristika müssen gelten: für das Ovarium Follikel mit Eizellen, für den Hoden wohlentwickelte Tubuli seminiferi contorti; alle anderen Kennzeichen kommen beiden Geschlechtern zu. Sogar die Samenkanälchen könnten eventuell durch Markstränge des Ovariums vorgetäuscht werden und dürfen nur dann als sicher diagnostiziert werden, wenn sie Spermatogenese zeigen, oder doch wenigstens bei reichlicher Ausbildung das typische Aussehen juveniler Samenkanälchen mit Lumen und typischem mehrfachen Epithel aufweisen.

Unter Berücksichtigung dieser Gesichtspunkte bleiben wenige Fälle von Hermaphroditismus glandularis als gesichert bestehen. Von der Ziege beschreibt RIELÄNDER (1864) beiderseitige Zwitterkeimdrüsen (Hermaphroditismus bilateralis), wobei eigentümlicherweise das Ovarium central, der Hoden peripher liegt. Als Beispiele vom Schwein mögen dienen: der Fall von KÖLLIKER-REUTER (1884 und 1885/86) mit linkem Ovarium und rechtem Hoden (H. lateralis alternans) und der-

jenige von Pütz (1889) mit rechtsseitiger Zwitterdrüse (H. unilateralis), und 2 Fälle von Garth (1894).

Von menschlichen Zwitterkeimdrüsen entsprechen den strengen Anforderungen unter vielen Fällen nur 2: Salén's (1899) rechtsseitiger Zwitter mit linkem Ovarium und rechtsseitigem infantilen Ovotestis, und Garré-Simon's (1903) ebenfalls rechtsseitigem inguinalem Ovotestis mit großem männlichen und kleinem weiblichen Keimdrüsenabschnitt. Nicht unbestritten, doch wahrscheinlich hierher gehörend sind die Fälle von Obolonsky (1888) und Blacker (1896), unsicher, doch nicht unwahrscheinlich sind die als Zwitterkeimdrüsen beschriebenen Beobachtungen von Heppner (1870) und Schmorl (1888).

Beiläufig erwähnt sei, daß die Fälle von glandulärem Hermaphroditismus stets mit Mißbildung der Ausführungswege und meist auch der äußeren Genitalien verbunden sind.

Eine befriedigende Erklärung für die Zwitterbildung fehlt uns trotz verschiedener Versuche hierzu noch ebenso vollständig wie eine Erklärung der sexuellen Differenzierung überhaupt.

Der Descensus der Keimdrüsen wird bei Schilderung des Bandapparates p. 807 Besprechung finden.

Entwickelung der Ableitungswege der beiden Keimdrüsen.

A. Erste Gruppe: Unabhängig von der Keimdrüse entwickelte Ableitungswege, gemeinsam für beide Geschlechter.

In diese Gruppe gehören Amphioxus, die Myxinoiden, die Petromyzonten und die Lämargiden.

1. Ableitungswege des Amphioxus.

Wir haben bei der Entwickelung von Hoden und Eierstock festgestellt, daß sich die einzelnen Gonadensäckchen auf der Stufe der höchsten Entwickelung in den Peribranchialraum vorbuchten; diese Vorbuchtung geschieht in solcher Ausgedehnung, daß die einzelnen Gonadensäckchen im Bereiche des Pharynx an die ganze laterale Wand des Kiemenkorbes, kaudal vom Pharynx an das Gonadensäckchen der anderen Seite anstoßen. Auf diese Weise wird der Peribranchialraum stark eingeengt, und es bleibt schließlich nur noch ein kanalartiger Abschnitt in der ventralen Mittellinie frei (Rolph 1876), welcher den eigentlichen Ableitungsweg für Samenfäden und Eier darstellt. Die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte in den Peribranchialraum erfolgt durch Sprengung der Gonadenhülle, bei dem weiblichen Tier noch durch Zerreißen des Follikelepithels und der lateralen Wand des Peribranchialraumes (Bert 1867). Das Platzen der Gonadenhülle erfolgt wahrscheinlich an der Stelle der Narbe (s. p. 631). Nach der Entleerung schließt sich die Rißstelle, und es bleibt eine pigmentierte Narbe zurück.

2. Ableitungswege der Myxinoiden.

Eier und Samenfäden gelangen durch Platzen der Ei- und der Hodenfollikel in die Leibeshöhle und aus dieser durch die Pori abdominales nach außen. Letztere entstehen als mittlere Pori (p. 624) wahrscheinlich aus blindsackförmigen Fortsetzungen des dorsalen Leibeshöhlenabschnittes, welche bei Myxine infolge Rückbildung

des Mesenterium dorsale vereinigt, bei Bdellostoma cirrhatum (Burne 1898) durch das erhaltene Mesenterium dorsale getrennt — mit weiter, der Größe des Eies angepaßten Oeffnung nach außen und zwar in einer tiefen Grube der Bauchfläche münden. Die Entwickelung der Pori abdominales ist mir nicht bekannt. Bei der ausgewachsenen Bdellostoma münden die primären Harnleiter in eine Grube, welche Burne (1898) als Kloake bezeichnet, diese Kloake ist auf dem Längsschnitt von dreieckiger Gestalt, die untere Seite wird durch ihre Mündung nach außen gegeben, die vordere enthält die Analöffnung und die Mündung der Pori abdominales, die hintere die Mündung der primären Harnleiter. Beide primären Harnleiter münden getrennt voneinander auf einer Papille aus, welche nahe der äußeren Kloakenöffnung liegt. Zwischen der Oeffnung der Harnleiter und der der Pori abdominales ist ein großer Zwischenraum. Burne sucht die Kloake vom Ektoderm abzuleiten, faßt sie also als äußere auf, es würden sich dann die Pori abdominales direkt auf die äußere Oberfläche des Tieres eröffnen. Nach den Untersuchungen von Price (1904) münden die primären Harnleiter bei Bdellostoma wie bei allen anderen Wirbeltieren nicht auf die äußere Oberfläche des Tieres, sondern in den Enddarm; Einwärts von der Harnleiterpapille befände sich also — vorausgesetzt, daß die Harnleiteröffnung am alten Orte bleibt — Entoderm, daraus folgt, daß die Pori abdominales nicht nach außen, sondern in die entodermale Kloake münden.

3. Ableitungswege der Petromyzonten.

Auch bei den Petromyzonten fehlen besondere Ausführungsgänge für die Keimdrüse in beiden Geschlechtern. Eier und Samenfäden fallen in die Leibeshöhle, welche — namentlich in ihrem hinteren Abschnitt — flimmert (Stannius 1854), und werden aus dieser durch die Pori abdominales nach außen befördert. Die Pori abdominales entsprechen seitlichen Pori (p. 624) und stellen die röhrenförmig gewordenen hinteren Enden der beiden Leibeshöhlensäcke dar, welche bei Larven von 8—9 mm Länge zu beiden Seiten der Kloake kaudal und ventral von den Mündungen der primären Harnleiter blind endigen (Wheeler 1899). Am blinden Ende sind die sich entwickelnden Pori abdominales von einem verdickten Epithel ausgekleidet, und in diesem Zustand verharren die Pori abdominales während der ganzen Larvenzeit, und öffnen sich erst mit Eintritt der Metamorphose in die mesodermale Harnblase (s. p. 431) und wandeln dieselbe dadurch in einen Sinus urogenitalis um (Bridge 1879, A. Schneider 1879, Bujor 1891).

4. Ableitungswege der Lämargiden.

Selbständige Ausfuhrwege für die Geschlechtsprodukte unabhängig von den Keimdrüsen und gemeinsam für beide Geschlechter entwickeln auch die Lämargiden: ich löse sie deswegen in der Darstellung von den übrigen Selachiern ab und bespreche sie gesondert. Das Weibchen (Turner 1873) zeigt ähnliche Verhältnisse wie bei den Salmoniden, d. h. wir haben ein bandförmiges Ovarium, das von Keimepithel ausgekleidete Falten besitzt; ein Eileiter existiert nicht, es ist daher anzunehmen, daß die Eier in die Bauchhöhle fallen und durch die Pori abdominales nach außen entleert werden. Laemargus zeigt aber insofern noch primitivere Verhältnisse als die Salmoniden, als

auch das Männchen keinen Ductus deferens besitzt. TURNER (1874) konnte an einem allerdings nicht reifen, aber immerhin 6' 1" langen Männchen selbst bei forcierter Injektion des primären Harnleiters keine Verbindung desselben mit dem Hoden nachweisen. Es ist deshalb anzunehmen, daß auch beim Männchen die Samenfäden in die Bauchhöhle und durch die vorhandenen Pori abdominales nach außen entleert werden. Wir müssen also bis zu den Myxinoiden und Petromyzonten herabsteigen, um einen Anschluß für die Lämargiden zu finden. Ob diese Verhältnisse des Laemargus wirklich primitive oder nicht vielmehr rückgebildete sind, muß seine noch unbekannte Entwickelung lehren.

Pori abdominales kommen bei den meisten Selachiern vor. Ihr Vorkommen ist unabhängig von der Persistenz oder Nichtpersistenz der Nephrostome, indem auch unter den Rajiden, welche stets ihre Nephrostome zurückbilden, fehlende Pori abdominales nachgewiesen sind (Raja maculata, BRIDGE 1879).

B. Zweite Gruppe: Unabhängig von der Keimdrüse entwickelte Ableitungswege, verschieden für beide Geschlechter.

In diese Gruppe gehören nur die Teleostier.

5. Ableitungswege der Teleostier.

Die Entwickelung des Eileiters.

Der fertig entwickelte Eileiter der Teleostier besteht aus drei Abschnitten: 1) dem ovarialen Eileiter, welcher je nach seiner Entstehung als parovarialer oder entoovarialer Eileiter zu bezeichnen ist, 2) dem freien Eileiter, welcher kaudal vom Eierstock und unabhängig von ihm entsteht und 3) dem Endabschnitt (p. 667). Nur die Entwickelung des freien Eileiters und des Endabschnittes soll an dieser Stelle besprochen werden.

Wir haben oben festgestellt, daß die Genitalfalte drei Teile, den progonalen, gonalen und epigonalen, erkennen läßt. Der epigonale Teil, welcher afterwärts allmählich abflacht und schließlich nur noch einer Verdickung des Cölomepithels besteht, ist der Mutterboden des freien Eileiterabschnittes. In ihm entsteht durch einfache Umlagerung und Auseinanderweichen der Zellen eine Lichtung und durch Verlängerung dieser nach beiden Seiten ein Rohr. Der Zeitpunkt der ersten Anlage des freien Eileiterabschnittes ist ganz verschieden und ganz unabhängig von der Ausbildung des ovarialen Eileiters; der freie Abschnitt kann bereits als Röhre vorhanden sein, wenn der Ovarialkanal noch im Stadium der Ovarialfurche ist (Acerina vulgaris, JUNGERSEN 1889), und umgekehrt kann der Ovarialkanal bereits vollständig geschlossen sein (Esox lucius, Zoarces viviparus, JUNGERSEN 1889), ehe eine Spur des freien Abschnittes nachweisbar wird. Entsteht der freie Abschnitt in Anschluß an einen bereits bestehenden Ovarialkanal, so setzt sich die Lichtung des letzteren allmählich in die des ersteren fort. Ist der freie Abschnitt vor dem Ovarialkanal gebildet, dann öffnet er sich an seinem kranialen Ende in die Ovarialfurche.

Die Lichtung des freien Abschnittes kann kontinuierlich und diskontinuierlich auftreten. Die diskontinuierlich auftretenden Lichtungen

wachsen stets von vorn nach hinten, und es kann dabei die vordere an der hinteren vorbeiwachsen, so daß in diesem betreffenden Eileiterabschnitt zwei Lichtungen nebeneinander vorkommen.

Die Länge des freien Abschnittes ist abhängig von der Länge des Eierstockes, je weiter nach hinten der Eierstock reicht, um so kürzer wird der freie Abschnitt sein. Der Uebergang zwischen ovarialem und freiem Abschnitt ist ein ganz allmählicher, und die Differenzierung beider ist an die Anwesenheit oder Nichtanwesenheit der Genitalzellen gebunden. Sobald eine intensive Eientwickelung eintritt, bildet sich selbstverständlich ein Dickenunterschied der beiderseitigen Wandungen aus, gegen den freien Abschnitt zu verdünnt sich aber die Eierstockswand so allmählich, daß auch im erwachsenen Weibchen das Fehlen oder Nichtfehlen der Genitalzellen die Entscheidung, ob ovarialer oder freier Abschnitt des Eileiters vorliegt, geben müssen; später erhält der letztere einen Flimmerbesatz auf sein Epithel, aber auch die Anwesenheit eines Flimmerepithels ist zur Differentialdiagnose nicht verwendbar, weil die Flimmerung sich regelmäßig in den Ovarialkanal fortsetzt.

Ich habe deswegen oben (p. 667) im Abschnitt „Deutung des Genitalsystems der Teleostier" den freien Eileiterabschnitt als einen Eierstocksabschnitt mit rückgebildeten oder nicht ausgebildeten Genitalzellen gedeutet.

Die Genitalleiste, aus welcher sich der Eileiter entwickelt, reicht in den seltensten Fällen bis zum After, es frägt sich nun, wie sich das letzte Stück des Eileiters, der Endabschnitt, entwickelt. Darüber sind die Ansichten geteilt, die meisten Autoren äußern sich über diesen Punkt nicht, andere, vor allem BALFOUR (1876) nehmen an, daß der aus der Genitalleiste entstehende Gang an seinem hinteren Ende mit der Wand des Porus abdominalis verschmilzt, daß also der freie Eileiterabschnitt des geschlechtsreifen Weibchens aus zwei ungleich großen Abschnitten zusammengesetzt ist, aus dem langen vorderen, der als echter Eileiter entsteht, und dem kurzen hinteren, der aus der Angliederung des Porus abdominalis hervorgeht. Sind bei einem Teleostier die Eierstöcke sehr lang, dann kann der vordere Abschnitt vollständig fehlen und der Ovarialkanal direkt in den nach vorn sich abschließenden Porus abdominalis münden (Zoarces, Cyclopterus lumpus, WEBER 1887). Gegen eine Angliederung des Porus abdominalis an den Eileiter, resp. an den Ovarialkanal, könnte die Beobachtung HYRTL's sprechen, daß bei Mormyrus oxyrhynchus Eileiter und Pori abdominales nebeneinander vorkommen, doch werden wir aus dem weiter unten dargestellten Verhalten von Salmo salar sehen, daß die Beobachtung nicht ohne weiteres in diesem Sinne verwendet werden kann, wenigstens so lange nicht, bis wir die Ontogenie von Mormyrus kennen.

Ob sich die Eileiter verschieden verhalten, je nachdem sich im Eierstock ein Entoovarial- oder ein Parovarialkanal entwickelt, ist nicht mit Bestimmtheit anzugeben. JUNGERSEN (1889) beschreibt bei der Eileiterentwickelung von Rhodeus amarus und Gobio fluviatilis lateral vom Genitalstreifen einen zweiten Streifen und bringt diesen in Beziehung zur Eileiterentwickelung, doch sind seine Angaben nicht eingehend genug, um eine bestimmte Darstellung zu ermöglichen.

Ueber diejenigen Eileiter, welche nicht am kaudalen Pol des Eierstockes beginnen, sondern an der Mitte seiner ventralen Fläche (Gadus barbatus, Caranx trachurus, BROCK 1878), fehlen die ontogenetischen Beobachtungen.

Die Eileiter vereinigen sich gewöhnlich an ihrem hinteren Ende zu einem unpaaren Gang und endigen bei allen jugendlichen Weibchen blind in der Nähe der späteren Durchbruchsstelle. Der Durchbruch nach außen erfolgt sehr spät, gewöhnlich erst kurz vor der ersten Eiablage, und zwar zwischen der Mündung des Afters und der der Harnröhre. Die Vereinigung der hinteren Enden der Eileiter, mögen es nun selbständige Gebilde oder Pori genitales sein, ist nur möglich durch den Schwund des dorsalen Mesenterisum, ich sehe deswegen in der Thatsache, daß wir gewöhnlich nur einen Porus genitalis, dagegen zwei Pori abdominales haben, keinen besonders bemerkenswerten Unterschied.

Das untere Ende des Eileiters kann sich besonders gestalten, so bildet er bei Rhodeus amarus die sogenannte Legeröhre.

Eileiter kommen auch bei Salmoniden vor. Da hier die Eier zunächst in die Bauchhöhle fallen, würde das für eine gewisse Selbständigkeit deiser Eileiter sprechen und sie in Gegensatz zu den ovarialen Eileitern bringen. Weber (1887) hält die Eileiter der Salmoniden, welche er als Peritonealtrichter bezeichnete, für inkomplet homolog den Eileitern der übrigen Teleostier. Demgegenüber ist zu bemerken, daß die Peritonealtrichter der Salmoniden nach Weber in ganz anderer Weise als die Eileiter entstehen, dadurch nämlich, daß der epigonale Teil der Genitalfalte lateralwärts umschlägt und mit der Leibeswand verschmilzt. Die Eileiter aber entstehen durch Auftreten einer Lichtung innerhalb der Genitalleiste. Beide Gebilde können also nicht inkomplet homolog sein. Auch wenn die hinteren Enden der Eileiter der übrigen Teleostier durch die Pori abdominales geliefert werden, so ist keine inkomplete Homologie zwischen ihnen und den Eileitern der Salmoniden vorhanden, denn dann wären die Salmoniden-Peritonealtrichter besondere Bildungen der hinteren Leibeshöhlenenden, während die Endstücke der Eileiter der übrigen Teleostier die Leibeshöhlensäcke selbst darstellen. Soweit ich übrigens die Entwickelung der Pori abdominales und des Porus genitalis bei Salmo salar verfolgen konnte, entstehen alle drei in der gleichen Art und Weise. Ihre Entstehung ist auf das innigste mit der Umgestaltung des hinteren Leibeshöhlenabschnittes verknüpft. Der Mastdarm ist durch ein dorsales und ventrales Mesenterium an die dorsale resp. ventrale Leibeswand befestigt; das dorsale Mesenterium, welches an verschiedenen Stellen rückgebildet wird, verschwindet auch entlang dem ganzen Rectum; das hintere Leibeshöhlenende wird dadurch unpaar gemacht. Das ventrale Mesenterium bleibt erhalten und wird, da schließlich das Rectum mit seiner ganzen ventralen Wand an die vordere Bauchwand sich anlegt, enorm verbreitert, so daß schließlich die unpaare Leibeshöhle auf dem Querschnitt nur wie ein Halbmond das Darmrohr von der dorsalen Seite her umfaßt. Der unpaare Raum wird kurz nach seiner Bildung dadurch aufs neue und zwar in drei Teile zerlegt, daß das Rectum links und rechts mit der dorsalen resp. lateralen Leibeswand verschmilzt, und zwar zu einer Zeit, wo die Genitalleiste noch nicht so weit kaudalwärts vorgeschoben ist. Alle drei Räume sind einander gleichwertig, und alle drei Räume können kaudalwärts vorwachsen und nach außen durchbrechen, die beiden seitlichen neben oder etwas hinter dem After, der unpaare mittlere hinter dem After zwischen ihm und dem Orificium externum urethrae. Wir erhielten dann drei Kanäle, welche das hintere Leibes-

höhlenende mit der Außenwelt verbinden und welche alle drei als Canales abdominales zu bezeichnen sind. Welcher von diesen drei Canales abdominales zum Canalis genitalis wird, das hängt zunächst ab von der Erhaltung oder Nichterhaltung des mittleren Canalis abdominalis. Ist er erhalten, so laufen auf ihn die Genitalleisten zu und lassen sich ein Stück weit in ihn hinein verfolgen, er liegt also in der hinteren Fortsetzung des freien Eileiterabschnittes. So weit reicht die tatsächliche Beobachtung. Ob nun der mittlere Canalis abdominalis sich in toto zur Fortsetzung des Eierstockskanales entwickelt, dadurch, daß die Wände des letzteren mit seinen Wänden verschmelzen, oder ob sich die Genitalleiste entlang der dorsalen Wand des mittleren Canalis abdominalis weiter zu einem Kanal entwickelt und dieser Kanal selbständig nach außen durchbricht, müssen neue Untersuchungen zeigen; da bei den meisten Teleostiern die Genitalleiste vom hinteren Pol des Eierstockes bis zum mittleren Canalis abdominalis zurückgebildet wird, da bei Salmo salar die Genitalleiste niemals ganz den After erreicht, nehme ich einstweilen den ersten Entwickelungsmodus als den wahrscheinlichen an. Bleibt der mittlere Canalis abdominalis nicht erhalten — was bei Teleostiern nicht bekannt ist — dann werden die lateralen Canales abdominales als Ausführungskanäle verwendet werden, wie das z. B. bei den Petromyzonten der Fall ist.

Entwickelung des Ductus deferens.

Ein Ductus deferens wird, soweit bekannt, bei sämtlichen Teleostiern entwickelt. Auch bei seiner Entwickelung können wir wie bei dem Eileiter zwei Teile unterscheiden, den sogenannten Hodenteil, testiculären Teil, und den sogenannten freien Teil, extratesticulären Teil, welcher vom kaudalen Pol des Hodens bis zur Mündung nach außen reicht. Beide Teile sind unabhängig voneinander, denn einmal kann der eine Teil vollständig ausgebildet sein (in diesem Fall der extratesticuläre Abschnitt), ehe eine Spur vom anderen vorhanden ist; zweitens kann der testiculäre Teil im erwachsenen Tiere fehlen (Crenilabri, Smaris vulgaris, Lepadogaster biciliatus [Rathke 1836], Osmerus [Brock 1878]).

Die Entwickelung des Ductus deferens ist noch nicht genügend erforscht, um eine einwandfreie Darstellung zu geben. Nach der einen Meinung, der ich mich nach Untersuchungen an Salmo salar anschließe, entsteht der gesamte Ductus deferens, sowohl der testiculäre wie der extratesticuläre Abschnitt, aus einer leistenförmigen Verdickung der medialen Genitalfaltenwand resp. aus der Genitalleiste; die Zellen beider Leisten ordnen sich radiär um eine allmählich auftretende Lichtung, wobei die Bildung derselben gewöhnlich diskontinuierlich und von Anfang an mehrfach sein kann. Nach der zweiten Meinung, hauptsächlich durch Brock (1881) vertreten, wären die Lichtung des Ductus deferens nichts anderes als eine Spaltbildung im Bindegewebe, die den Spalt auskleidenden Wandzellen nichts anderes als Bindegewebszellen; Brock gründet seine Meinung hauptsächlich auf Beobachtungen an der hermaphroditischen Gattung Serranus und der hermaphroditischen Familie der Spariden.

Die Zeit des Auftretens ist verschieden, bald vor (Conger und Myrus, Brock 1881), bald nach (Rhodeus amarus, Zoarces viviparus, Ammodytes tobianus, Salmo salar, Gasterosteus aculeatus, Perca

fluviatilis, JUNGERSEN 1889) Differenzierung des Geschlechtes. Die Lichtung kann von Anfang an mehrfach sein, ist sie zunächst einfach, spaltet sie sich später in zahlreiche Abteilungen, so daß der Samenleiter eine vollständig schwammige Struktur erhält. Nur bei den Muränoiden (BROCK 1881) bleibt die Lichtung stets einfach. Die Lichtung bildet sich immer in kranio-kaudaler Richtung.

Die beiden Ductus deferentes vereinigen sich gewöhnlich und münden gemeinsam aus; die Vereinigungsstelle kann länger oder kürzer sein. Sind die Hoden zu einem unpaaren Organ zusammengetreten, dann kann auch der gesamte Ductus deferens unpaar sein. Unvereinigt bleiben die Ductus deferentes bei Blennius gattorugine (HYRTL 1850) und Blennius sanguinolentus (BROCK 1878). Die Ausmündung erfolgt bald selbständig zwischen Anus- und Harnröhrenöffnung (Chirocentrus dorab, Clupea, Monocentris, Gymnotus, Scarus, Prionotes, Trigla, Tinca, Orthagoriscus, HYRTL 1850), bald in den Harnapparat, sowohl in die Harnblase (sämtliche Muränoiden [BROCK 1881]; Anableps tetrophthalmus, HYRTL 1850) als in die Harnröhre (Blennii und Perca fluviatilis [JUNGERSEN 1889], Argentina silus und hebridus [WEBER 1887], Cyclopterus lumpus, Zoarces viviparus, Aulopyge Hügelii, Sillago acuta, Periophthalmus Schlosseri, Lepadogaster, Gobiesox, Coricus Lamarcki, Platyptera trigonocephala, Uranoscopus [HYRTL 1850]), bald in den After (Lota vulgaris, HYRTL 1850), bald in gemeinsamer Oeffnung mit Harnröhre und Mastdarm (Lophobranchier, HYRTL 1850).

Erweiterungen des unteren Abschnittes kommen vor und werden als Samenbläschen bezeichnet. Das Samenbläschen kann sowohl in dem paarigen (Mullus barbatus, Gobius, Blennius gattorugine [HYRTL 1850] und, wie es scheint, sämtliche Muränoiden [BROCK 1850]) als im unpaaren Abschnitt (Platessa passer, Cobitis fossilis [HYRTL 1850]) liegen.

Bei Myrus vulgaris und Conger vulgaris kommt es zur Ausbildung eines blinden Sackes und damit zur Anlage einer echten Vesicula seminalis (BROCK 1881).

Die Art der Vereinigung der Hodenkanälchen mit dem Ductus deferens ist nicht beobachtet worden. Nach den Verhältnissen des Erwachsenen zu schließen, vereinigen sich mehrere Samenkanälchen zunächst unter sich und brechen dann gemeinsam in den Ductus deferens durch.

C. Dritte Gruppe: Selbständige Ableitungswege für das weibliche Geschlecht, Umwandlung von Teilen der Urniere in den Ableitungsweg für das männliche Geschlecht.

In diese Gruppe gehören: die Ganoiden, Dipnoer, Amphibien und Amnioten.

6. Ableitungswege der Ganoiden.

Eileiter.

Die Entwickelung des Eileiters der Ganoiden ist unbekannt. Höchstens könnte man aus dem sicheren Nachweis, daß das vordere Ende der Genitalfalte von Lepidosteus ein Parovarialkanal bildet, schließen, dass der Eileiter des Lepidosteus ähnlich wie der der Teleostier entstünde.

Wir müssen uns aber an dieser Stelle im Interesse der theoretischen Erörterungen des Schlusskapitels noch mit den Verhältnissen des Eileiters im ausgewachsenen Tiere beschäftigen.

Der Eileiter kommt wahrscheinlich bei sämtlichen Ganoiden und in beiden Geschlechtern vor. Lepidosteus besitzt einen Eileiter, der an seinem kranialen Ende in Verbindung steht mit der lateralen Wand des Eierstockes, seine Lichtung geht unmittelbar in die Lichtung des Parovarialkanales über, ein Ostium abdom. existiert nicht (J. MÜLLER 1844, HYRTL 1855, BALFOUR und PARKER 1882). Bei den übrigen Ganoiden ist ein Ostium abdominale des Eileiters vorhanden, es liegt innerhalb des Bereiches der Genitalfalte, und zwar an deren medialen Seite. Irgend welche Beziehung zu den Nephrostomen der Vorniere kann es nicht besitzen, denn es liegt gewöhnlich im hinteren Drittel der Leibeshöhle, manchmal erst unmittelbar vor der mesodermalen Harnblase (Acipenser brevirostris, HYRTL 1855); nur bei Amia liegt es weiter kranialwärts, aber auch erst höchstens in der Mitte der Leibeshöhle; die Vornierenostien gehen aber sicher am vorderen Ende der Leibeshöhle an Ort und Stelle zu Grunde. Für die hypothetische Verwertung dieser vergleichend-anatomischen Details ist noch wichtig, daß das Ostium abdominale auf der Innenseite der Genitalfalte, die Nephrostomen der Urnierenkanälchen des Lepidosteus auf deren Außenseite liegen.

Die Ausmündung der Eileiter, auch desjenigen des Lepidosteus, erfolgt in dem zur mesodermalen Harnblase erweiterten kaudalen Abschnitt der vereinigten primären Harnleiter. Bei einem jungen Exemplar von Calamoichthys (LEBEDINSKY 1895) enden beide Eileiter noch blind. Dasselbe ist nach JUNGERSEN (1889) bei einem nicht ausgewachsenen Männchen von Acipenser der Fall. Die spätere Mündung in den primären Harnleiter wäre also bei diesen beiden Vertretern als eine sekundär erworbene aufzufassen.

Urogenitalverbindung.

Eine Urogenitalverbindung besitzen die Störe (RATHKE 1824, SEMON 1891), Lepidosteus (BALFOUR und PARKER 1882, SEMON 1891) und Amia (JUNGERSEN 1900); keine Verbindung mit dem Exkretionssystem besitzen Calamoichthys (TRAQUAIR 1866) und Polypterus bichir (BUDGETT 1900, JUNGERSEN 1900). Die Verbindung zwischen Hoden und Niere erstreckt sich über die ganze Ausdehnung der sehr langen Hoden, so daß die Zahl der Vasa efferentia eine außergewöhnlich große ist. Bei Lepidosteus zählten BALFOUR und PARKER 40—50. Nach JUNGERSEN (1889) soll die Verbindung des Hodennetzes mit den Urnierenkanälchen erst sekundär erfolgen, denn er konnte weder in einem Exemplar von 50, noch in einem von 100 cm Länge eine Verbindung mit dem Harnleiter noch mit einem Harnkanälchen nachweisen. Die Mündung der Vasa efferentia erfolgt bei den Stören und bei Lepidosteus in die BOWMAN'sche Kapsel der MALPIGHI'schen Körperchen, bei Amia in den primären Harnleiter oder den Tubulus collectivus des Urnierenkanälchens. Polypterus und Calamoichthys besitzen ein netzartiges, anastomosierendes, in einer Fortsetzung der Genitalfalte gelegenes Kanalnetz, welches nirgends mit der Niere oder dem primären Harnleiter in Verbindung steht und in die Urethra einmündet, welche bei Amia aus dem Entoderm entsteht.

Die Urogenitalverbindung entwickelt sowohl einen Längskanal am

Hoden wie an der Niere, beide wahrscheinlich Homologa des Hodencentralkanales und Nierenrandkanales der Selachier.

7. Ableitungswege der Dipnoer.

Eileiter.

Die Entwickelung des Eileiters der Dipnoer ist unbekannt. Aus den Verhältnissen des erwachsenen Tieres ist für die allgemeine Zusammenfassung zu erwähnen, daß das Ostium abdominale vor dem vorderen Ende des Eierstockes liegt, daß die Eier in die Leibeshöhle ausgestoßen und durch den Eileiter nach außen geführt werden. Bei den männlichen Tieren ist ein Rudiment des Eileiters, das Ostium abdominale, in gleicher Lage wie bei dem Weibchen erhalten.

Urogenitalverbindung.

Die Entwickelung des Ductus deferens der Dipnoer ist gleichfalls unbekannt. Beim erwachsenen Tiere besteht er, wie bei den Teleostiern, aus zwei Teilen, aus einem Hodenteil, entlang den Hoden, dem sogenannten Hodenkanal und aus einem freien Teil, kaudal vom Hoden. Der Hodenkanal liegt anfangs in der Achse der Hodensubstanz und nimmt die radienförmig angeordneten Samenkanälchen auf. Gegen den kaudalen Teil des Hodens nähert sich der Hodenkanal der dorsomedialen Oberfläche des Hodens und geht in den freien Teil des Ductus deferens über, welcher bis zur Kloake verläuft, hier aber blind endigt. Bei Lepidosiren gehen von der kaudalen Hälfte des freien Abschnittes 5—6 Vasa efferentia aus, welche in die Nierensubstanz eindringen, sich hier verzweigen und mit den Kapseln des Malpighi'schen Körperchens in Verbindung treten. Der Samen wird also in den Samenkanälchen des Hodens erzeugt, dann zunächst in den Hodenabschnitt des Ductus deferens übergeführt, von diesem gelangt er in den freien Abschnitt und aus diesem durch die Vasa efferentia in die Kanälchen des kaudalen Urnierenabschnittes und endlich durch diese in den primären Harnleiter und die Kloake. Bei Protopterus haben wir ähnliche Verhältnisse, nur haben wir hier ein einziges Vas efferens, welches dem am weitesten kaudal gelegenen Vas efferens von Lepidosiren entspricht; dieses einzige Vas efferens verbindet das Ende des freien Abschnittes des Ductus deferens mit den letzten Harnkanälchen der Urniere. Auf die vergleichend-anatomische Verwertung dieser wichtigen Verhältnisse werde ich erst im Schlußkapitel eingehen.

8. Ableitungswege der Amphibien.

Eileiter (Müller'scher Gang).

Eileiter des Weibchens. Der Müller'sche Gang der Amphibien legt sich bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise an. Seiner Entwickelung nach zerfällt er in drei Abschnitte, einen horizontalen und zwei sagittale, und zwar einen kürzeren kranialen und einen längeren kaudalen. Die Länge der beiden sagittalen Abschnitte und ihre Verhältnisse zu einander ist bei den einzelnen Ordnungen und Arten Schwankungen unterworfen; der horizontale Abschnitt kann überhaupt nicht zur Ausbildung gelangen.

Ich schildere die Entwickelung der drei Abschnitte nach der Untersuchung H. RABL's (1904): die Präparate (Salamandra maculosa), welche ihr zu Grunde liegen, wurden dem Anatomenkongreß in Heidelberg vorgewiesen, ich hatte Gelegenheit, sie zu sehen und mich von der Richtigkeit der RABL'schen Darstellung zu überzeugen.

Horizontaler und kranio-sagittaler Abschnitt werden fast gleichzeitig angelegt; um ihre erste Entwickelung zu verstehen, müssen wir kurz die Verhältnisse der Vorniere uns in das Gedächtnis zurückrufen. Die Vorniere besteht aus zwei Vornierenkanälchen, dem Glomus und der dasselbe einschließenden Vornierenkammer. An dem ausgebildeten Vornierenkanälchen unterscheidet H. RABL den Trichter, den Trichtergang und den eigentlichen Drüsenabschnitt; die Vornierenkammer kommuniziert an ihrem hinteren Ende mit der allgemeinen Leibeshöhle; die Trichter der beiden Vornierenkanälchen liegen so, daß sie noch in die Vornierenkammer münden. Später unterliegt die Vorniere und insbesondere ihr zweiter Trichter einem Kaudalisierungsprozeß; das Endresultat dieser Verschiebung ist die Ausmündung des zweiten Trichters nicht mehr in die Vornierenkammer, sondern in die allgemeine Leibeshöhle und eine beträchtliche Verlängerung des Trichterganges. Bei Larven von 19,5 mm Schnauzen-Schwanzspitzenlänge, 11 mm Schnauzen-Kloakenlänge, entwickelt sich in dem abgeflachten Epithel der dorsalen Leibeswand, vom lateralen Rand des zweiten Trichters ausgehend, ein Streifen cylindrischen Epithels; er zieht in querer Richtung nach außen bis an die laterale Leibeswand, geht auf dieselbe über und steigt an ihr ventralwärts bis zum Beginn des lateralen Lebergekröses herab; ich will den Streifen fortan den Querstreifen nennen, er stellt die Anlage des Horizontalabschnittes des MÜLLER'schen Ganges dar. Bei Larven von 24 mm Schnauzen-Schwanzspitzenlänge, 14 mm Schnauzen-Kloakenlänge, entwickelt sich neben diesem Querstreifen ein zweiter in sagittaler Richtung, ich nenne ihn fortan den Sagittalstreifen, er stellt die Anlage des kraniosagittalen Abschnittes des MÜLLER'schen Ganges dar. Der Sagittalstreifen entsteht gleichfalls durch eine umgrenzte Erhöhung des Leibeshöhlenepithels, er geht entweder von dem zweiten Trichter oder von dem Anfang des Querstreifens aus, er verläuft kaudalwärts und verschwindet allmählich in dem Epithel, welches jene flache Falte auskleidet, in welcher der primäre Harnleiter liegt; die größte Länge, welche der Sagittalstreifen erlangen kann, beträgt 540 μ. Bei Larven von 26 mm resp. 15 mm Länge wird das Epithel des Sagittalstreifens mehrschichtig und tritt auf dem Querschnitt zapfenförmig in das retroperitoneale Gewebe ein. Während der Ausbildung des Quer- und Sagittalstreifens treten Rückbildungserscheinungen am zweiten Vornierenknälchen auf; bei einer Larve von 35 mm hat sich der zweite Vornierentrichter verlängert und der bisher hohle Trichtergang unmittelbar an seinem Uebergang in den Trichter in einen soliden Strang umgewandelt. Bei einer Larve von 37 mm, resp. 19,5 mm Länge löst sich der Sagittalstreifen von seinem Mutterboden ab und bleibt nur noch mit dem zweiten Vornierentrichter in Zusammenhang; der Trichter seinerseits wird durch die vollständige Rückbildung des Trichterganges unabhängig von der Vorniere und erscheint jetzt als Trichterbildung innerhalb des kranialen Endes des abgelösten Sagittalstreifens, der zweite Vornierentrichter wird zum Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges. In Fig. 456 gebe ich drei Rekon-

struktionsfiguren H. Rabl's wieder, welche die einzelnen Etappen des Prozesses erläutern sollen, grau ist der primäre Harnleiter, gestrichelt das Vornierenkanälchen und schwarz die dorsale Leibeshöhlenwand dargestellt, 456a zeigt den zweiten Vornierentrichter vor Beginn

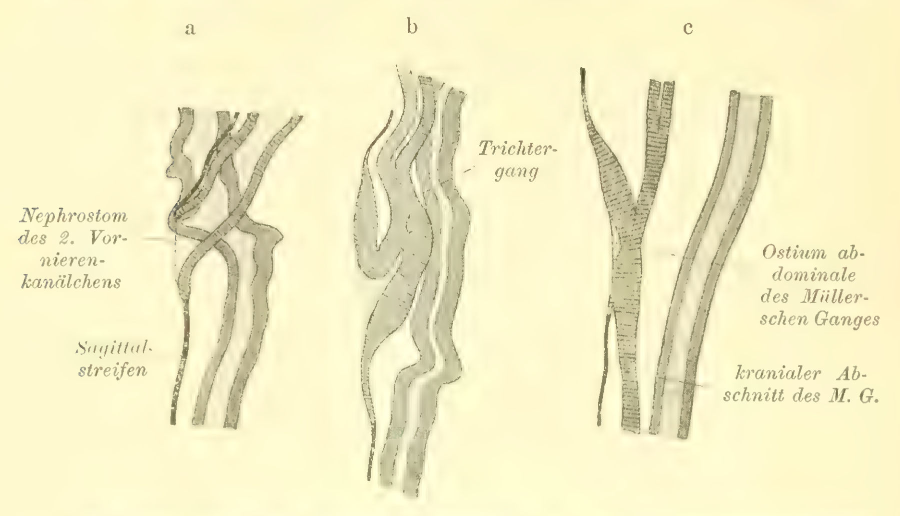


Fig. 456a. Larve von Salamandra maculosa, 26 mm Schnauze-Schwanzspitze, 15 mm Schnauze-Kloake. Plattenmodell des rechten zweiten Vornierenkanälchens, nach H. Rabl (1904). — Das Vornierenkanälchen ist noch vollständig erhalten und mündet mit einem Nephrostom, von der kaudalen Peripherie des letzteren geht der Streifen verdickten Peritonealepithels aus (Sagittalstreifen), welcher sich nachher zum Müller'schen Gang umwandelt.

Fig. 456b. Larve von Salamandra maculosa, 26 mm Schnauze-Schwanzspitze, 15 mm Schnauze-Kloake. Plattenmodell des linken zweiten Vornierenkanälchens. Von mir des Vergleiches halber im Spiegelbild wiedergegeben, nach H. Rabl (1904). — Das zweite Vornierenkanälchen beginnt sich von seinem Nephrostom zu lösen.

Fig. 456c. Larve von Salamandra maculosa, 39 mm Schnauze-Schwanzspitze, 21 mm Schnauze-Kloake. Plattenmodell des rechten zweiten Vornierenkanälchens und des sich entwickelnden Müller'schen Ganges, nach H. Rabl (1904). — Das 2. Vornierenkanälchen ist fast ganz zurückgebildet, sein Nephrostom wird zum Ostium abdominale des Müller'schen Ganges.

der Anlage des Müller'schen Ganges, 456b die Ausbildung des Sagittalstreifens im Anschluß an das Vornierennephrostom, der Trichtergang verliert bereits seine Lichtung, 456c zeigt den Sagittalstreifen abgelöst, der Trichtergang ist im Begriff, sich vom Trichter zu lösen, der Trichter selbst erscheint wie eine Grube in der Anlage des Sagittalstreifens. Der Prozeß kann sich in den einzelnen Phasen verschieden abspielen, insbesondere kann sich der Trichtergang sehr frühzeitig lösen und damit den Nachweis, daß der Trichter des Sagittalstreifens wirklich der zweite Vornierentrichter ist, erschweren.

Der kaudale sagittale Abschnitt des Müller'schen Ganges entsteht, wenigstens bis zum kranialen Urnierenpol, durch selbständiges Auswachsen des kranialen sagittalen Abschnittes, weder das Epithel des primären Harnleiters noch das Cölomepithel haben irgendwelchen Anteil an seinem Aufbau. In Fig. 457 gebe ich eine Serie Rabl's wieder, welche das hintere Ende des wachsenden Müller'schen Ganges vollständig unabhängig von beiden zeigt. Ob sich der kaudale Abschnitt bei weiterem Auswachsen im Bereich der Urniere wirklich

an den primären Harnleiter anlegt und von ihm sich bis zur Kloake abschnürt, wie das GEMMILL (1897) für Triton darstellt, hat H. RABL nicht untersucht, doch ist die Differenz in der histologischen Struktur der Zellen des Harnleiters und der des MÜLLER'schen Ganges eine so große, daß die Abstammung beider voneinander als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. Mit diesem Resultat stimmen die Angaben der meisten Autoren überein. Bei den Anuren beschreiben A. SCHNEIDER (1876), HOFFMANN (1886), MARSHALL und BLES (1890), JUNGERSEN (1893a), GEMMILL (1896) ein unabhängiges freies Wachstum des MÜLLERschen Ganges. Bei Urodelen behauptet ein Gleiches



Fig. 457. Querschnittserie durch das hintere Ende des MÜLLER'schen Ganges einer Larve von Salamandra maculosa von 38 mm Schnauze-Schwanzspitzenlänge, nach H. RABL (1904). Vergr. ca. 180 : 1. — Der MÜLLER'sche Gang läuft in eine freie Spitze aus.

JUNGERSEN (1893a). Die Verfechter der Ansicht, daß der MÜLLER'sche Gang der Urodelen sich in ganzer Länge von dem primären Harnleiter abspalte, sind SPENGEL (1876), FÜRBRINGER (1877) und HOFFMANN (1886). HOFFMANN konstatiert aber ausdrücklich, daß die Männchen auszunehmen seien und auch FÜRBRINGER findet in einem Fall ein freies Ende bei dem kloakenwärts auswachsenden MÜLLER'schen Gang. Bei Hypogeophis läßt BRAUER (1902) den vordersten Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges durch eine Rinnenbildung im erhöhten Peritonealepithel der lateralen Wand der Vornierenfalte entstehen; die Epithelverdickung erstreckt sich fast über die ganze vordere Hälfte der Vorniere, steht aber mit dem ventral liegenden Nephrostom in keinem Zusammenhang; der kaudale Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges entsteht durch selbständiges Auswachsen des kranialen.

Der aus dem Nephrostom des zweiten Vornierenkanälchens hervorgegangene Tubentrichter stellt nur die provisorische Verbindung des MÜLLER'schen Ganges mit der Leibeshöhle dar, der definitive Tubentrichter entsteht aus dem bereits oben erwähnten (p. 751) Querstreifen. Dieser Querstreifen erstreckt sich von der lateralen Wand

des zweiten Vornierentrichters in querer Richtung über die dorsale zur lateralen Leibeswand, läuft auf derselben ventral bis zum seitlichen Leberband herab, auf das er noch hinabtritt. Der Streifen ist also rechtwinkelig eingeknickt und besteht aus einem horizontalen und einem vertikalen Schenkel, der Winkel liegt im Uebergang der dorsalen in die laterale Leibeswand. Der Querstreifen entsteht zwar vor dem Sagittalstreifen, seine weitere Ausbildung verzögert sich aber bis zur Ausbildung des kranio-sagittalen Abschnittes.

Sobald die sagittalen Abschnitte des Müller'schen Ganges ausgebildet sind, schnürt sich der Querstreifen samt dem unterliegenden Bindegewebe von der Leibeswand ab und erstreckt sich als ein freies Band vom Tubentrichter zum seitlichen Leberband, H. Rabl bezeichnet dieses Band als Tubenband. Die Abschnürung beginnt bei Larven von 26 mm Gesamtlänge im horizontalen Schenkel und setzt sich bei 38 mm langen Larven auf dem vertikalen Schenkel fort und ist frühestens bei 45 mm langen Larven vollendet. Im Tubenband entsteht dann im Anschluß an den Tubentrichter eine Rinne, in welche der letztere mündet, weiterhin schließt sich die Rinne, an der Stelle, wo der provisorische Tubentrichter mündet, beginnend, allmählich zum Rohr und so wird ein drittes Stück, der horizontale Abschnitt, dem Müller'schen Gange angegliedert. Durch den Verschluß der Rinne wird der provisorische Tubentrichter, das ehemalige Vornierennephrostom, von der Leibeshöhle abgeschlossen und schließlich an die Stelle verlagert, wo die Rinne der Tubenfalte dauernd offen bleibt, das ist auf das laterale Leberband; diese Stelle wird zum bleibenden Tubentrichter.

Diese Wanderung des Tubentrichters findet nur bei Urodelen und Anuren statt, bei Gymnophionen muß sie nach seiner Lagerung im erwachsenen Tier, nahe der Niere, als ausgeschlossen betrachtet werden. Ueber die Entwickelung der kaudalwärts verlagerten Ostia von Proteus und Batrachoseps ist mir nichts bekannt.

Die Ausmündung der Müller'schen Gänge erfolgt in die Kloake auf einer besonderen Papille dicht neben der Mündung des primären Harnleiters. Jede Mündung kann auf einer besonderen oder beide Mündungen können auf einer gemeinsamen Papille liegen. Die Mündung in die Kloake wird meist sehr spät, gewöhnlich erst mit der eingetretenen Reife erworben. Bei den Urodelen sind die Mündungen beider Gänge stets getrennt (Spengel 1876), nur Triton platycephalus macht von dieser Regel eine Ausnahme (Wiedersheim 1902), bei den Anuren dagegen ist eine gemeinsame Ausmündung der Müller'schen Gänge nichts Seltenes (Alytes, Bufoniden, Spengel 1876, Pipa americana, Grönberg 1894). Die Vereinigung beschränkt sich meist nicht nur auf die Mündung, sondern betrifft auch die Endabschnitte der Müller'schen Gänge, so daß sich ein kleiner unpaarer Uterus ausbilden kann.

Bei den lebendig gebärenden Urodelen und bei sämtlichen Anuren macht sich eine Differenzierung in der Wand der Tube geltend. Bei den Anuren sind die Eileiter bis zum hinteren Pol der Urniere dickwandig und entwickeln zahlreiche Drüsen, hinter der Urniere werden die Eileiter sehr weit und dünnwandig; in diesem Abschnitt werden die Eischnüre oder Eiballen gebildet. Bei den lebendig gebärenden Urodelen wird der kaudale Abschnitt der Müller'schen Gänge gleichfalls sehr weit, erhält aber eine sehr dicke, aus glatten Muskelzellen

bestehende Wand; dieser Abschnitt wird als Uterus bezeichnet. Die Eileiter verlaufen in der Jugend gestreckt, während der Brunstzeit sind sie sehr stark gewunden.

Eileiter des Männchens.

Wir haben bereits oben erwähnt, daß der Eileiter auch im männlichen Geschlecht angelegt wird, nur zeigt er hier, entsprechend seiner späteren Funktionslosigkeit, eine geringere Ausbildung und eine sehr früh eintretende Rückbildung (FÜRBRINGER 1878). Unter den Anuren kommt er zum vollständigen Schwund bei Pelobates fuscus, sämtlichen Hyliden, bei Heliorana, Cryptotis, Limnodynastes, Pseudophryne, Platymantis, Hypopachus und Dactylethra (SPENGEL 1876); Rudimente der Tuben bleiben erhalten bei Pyxicephalus, Cystignathus und Discoglossus (SPENGEL 1876). Die männliche Tube von Rana temporaria entwickelt ein Ostium abdominale und einen deutlichen Gang. Am besten sind die männlichen Tuben bei den Bufoniden entwickelt, bei denen es bis zur Mündung in die Kloake und sogar zur Ausbildung eines unpaaren Uterus kommen kann (Bufo cinereus, SPENGEL 1876), doch ist die Ausbildung auch hier bei den einzelnen Arten großen Schwankungen unterworfen.

Bei den Urodelen ist die Rückbildung verschieden, ein Ostium abdominale fehlt bei Proteus (LEYDIG 1853), Amblystoma fasciatum und Axolotl (SPENGEL 1876) bei Menobranchus (v. WITTICH 1853); dagegen ist die Tube selbst fast regelmäßig entwickelt und bis an die Kloake zu verfolgen, wo sie neben der Mündung des primären Harnleiters blind endigt (SPENGEL 1876); bei Salamandra maculosa soll bisweilen eine Einmündung in die Kloake vorkommen (FÜRBRINGER 1877). Ihrer Ausbildung nach läßt die männliche Tube der Urodelen einen kranialen und einen kaudalen Abschnitt erkennen. Die Grenze beider Abschnitte entspricht der kranialen Nierenspitze. Der vordere Abschnitt kann bei derselben Art bald hohl, bald solid sein. In den soliden Teil sind aber von Cylinderzellen ausgekleidete Cysten eingestreut (Salamandra maculosa, Triton, Proteus, SPENGEL 1876); stets solid mit eingestreuten Cysten kommt er vor bei Sperlerpes fuscus, Triton platycephalus (WIEDERSHEIM), Plethodon glutinosus, Sperlerpes variegatus, Salamandrina perspicillata, Desmognathus fuscus, Menobranchus und Siren (SPENGEL 1876), als durchweg solider Faden findet er sich bei Batrachoseps und Gyrinophilus (SPENGEL 1876); der kaudale Abschnitt ist hohl bei Salamandra, Triton, Siredon, Elipsoglossa, Chioglossa, Desmognathus, Pleurodeles und Salamandrina, solid bei Menobranchus, Sperlerpes variegatus, Gyrinophilus porphyriticus; er fehlt bei Batrachoseps (SPENGEL 1876).

Bei den Gymnophionen kommt der männliche MÜLLERsche Gang noch am besten zur Ausbildung, bei Siphonops annulatus, Coecilia rostrata und vielleicht bei Epicrium glutinosum findet sich ein Ostium abdominale, bei Siphonops mexicanus beginnt die Tube blind, sie verläuft neben dem Harnleiter und mündet getrennt von ihm in die Kloake; nur bei Siphonops thomensis und Coecilia lumbricoides verschwindet der Gang schon früher (SPENGEL 1876). Entsprechend den vorderen zwei Dritteln der Niere bleibt der Eileiter dünn, ist von einem einfachen niedrigen Epithel ausgekleidet; weiter nach unten verdickt er sich ziemlich plötzlich und entwickelt in seiner Wand mächtige, kompliziert gebaute Drüsen; verschiedene Vertreter zeigen

diese Drüsen in verschiedener Ausprägung, Siphonops annulata hat die am schlechtesten entwickelten, Siphonops thomensis die am besten entwickelten Drüsenschläuche (Spengel 1876). Das letzte Stück des Eileiters vom kaudalen Pol der Urniere bis zur Kloake bleibt wieder unentwickelt und besitzt dasselbe einfache Epithel wie der vordere Abschnitt.

Die Urogenitalverbindung.

Wir haben bei Besprechung der indifferenten Keimdrüse die Entwickelung der Genitalstränge und ihre Bildung in beiden Geschlechtern festgestellt. Ich wiederhole hier in Kürze. Die Urogenitalverbindung leitet sich in beiden Geschlechtern durch die Bildung der Genitalstränge ein. Die Malpighi'schen Körperchen geben an ihrem Hals einen anfangs soliden Strang ab, der auf die unmittelbar benachbarte Genitalfalte zuwächst, an der Basis desselben oder noch näher zur Urniere verbinden sich die einzelnen Stränge untereinander zu einer Längskommissur, dem Nierenrandkanal. Aus dem letzteren wachsen dann die eigentlichen ausführenden Kanäle in die Genitalfalte ein. Die Genitalstränge zwischen Nierenrandkanal und Geschlechtsdrüse entsprechen an Zahl nicht den Genitalsträngen zwischen Nierenrandkanal und Urniere, sie sind meist in geringerer Zahl vorhanden. Die Verbindung der Genitalkanäle mit den Hodenampullen und ihre Rückbildung beim Weibchen habe ich bereits besprochen.

Bei den Gymnophionen ist über die Zahl der sich anlegenden Kanäle nichts bekannt. Aus der Zahl der im erwachsenen Tier beobachteten Kanäle rückzuschließen auf die Zahl der angelegten, geht nicht an, da auch bei den Gymnophionen, wie bei anderen Ordnungen, Zeichen einer Rückbildung vorhanden sind. Als solches fasse ich z. B. die Längsausdehnung des Nierenrandkanales auf; bei Coecilia lumbricoides begleitet dieser Kanal nicht nur die vollständig entwickelten Nierensegmente, sondern auch die rudimentären, soweit der primäre Harnleiter kranialwärts reicht (Spengel 1876). Semon (1892) läßt die Genitalstränge von Anfang an vorhanden sein, indem sie durch Zellstränge repräsentiert sein sollen, welche den sich von der Seitenplatte lösenden Ursegmentstiel bleibend mit der Seitenplatte verbinden; an der Kontaktstelle zwischen diesen Zellsträngen soll sich später die Genitalfalte entwickeln. Nach Semon wäre also die Verbindung zwischen Keimepithel und Genitalstrang von Anfang an vorhanden, es erfolgt kein Auswachsen der Genitalstränge, sondern nur eine Streckung derselben. Brauer (1902) hat bei Hypogeophis einen ähnlichen Kontakt gesehen, an der Kontaktstelle entwickelt sich aber nicht die Genitalfalte, sondern das sekundäre Nephrostom.

Endlich ist noch festzustellen, daß nur das primäre Malpighische Körperchen eines Segmentes ein Vas efferens bildet, alle nachgebildeten Kanälchen des gleichen Segmentes beteiligen sich nicht an der Urogenitalverbindung.

Bei den Hoden, welche so außerordentlich regelmäßig gebildet werden wie der von Ichthyophis sind auch die Genitalkanälchen regelmäßig angeordnet und treten mit dem Hodenzentralkanal immer zwischen zwei Hodengliedern in Verbindung; unregelmäßig gebildete Hoden bedingen auch eine unregelmäßige Anordnung der Genitalkanälchen.

Beim Weibchen kommt es zur Anlage der gleichen Urogenital-

verbindung, die Genitalkanälchen lösen sich aber frühzeitig von dem Zentralkanal ab und liegen später als kurze Blindgänge samt dem Nierenrandkanal in der Basis des Mesovariums.

Bei den Urodelen sollen die Vasa efferentia unmittelbar nach der Ausbildung der Malpighi'schen Körperchen der Geschlechtsniere zur Ausbildung gelangen. Soweit die Keimdrüse sich erstreckt, sendet jedes Malpighi'sche Körperchen des entsprechenden Urnierenabschnittes an der dem Abgang des Urnierenkanälchens, dem sogen. Hals, gegenüber liegenden Seite eine von Anfang an hohle Sprosse in die Genitalfalte hinein (Triton, Hoffmann 1886); die Abgangsart des Vas efferens wird von Fürbringer (1877) bei Salamandra maculosa bestätigt; bei Siren fand sich das Vas efferens dem Halse des Malpighi'schen Körperchens genähert, bei Axolotl kam sowohl die Lage von Triton als von Siren vor (Spengel 1876). Bei Sperlerpes batrachoseps und Plethodon konstatiert Spengel (1876) das Fehlen des Nierenrandkanales, ob es sich hier um eine Nichtbildung oder um eine Rückbildung handelt, ist nicht zu entscheiden, auf jeden Fall ist bei diesen Arten auch die Geschlechtsniere in hohem Grade reduziert. Die Zahl der Vasa efferentia im erwachsenen Tier, welche, wie bereits oben hervorgehoben wurde, keinen Schluß auf die Zahl der Anlagen erlaubt, ist nach Spengel (1876) bei Salamandra 15—18, bei Triton 12—15, bei Siredon pisciformis 30—32, bei Salamandrina 6—8; bei diesen Zahlbestimmungen ist wichtig zu wissen, wie gezählt wurde: zählt man an gefärbten oder injizierten Objekten, so bekommt man viel mehr Vasa efferentia, als wenn man die natürliche Injektion mit Sperma während der Brunst benutzt; Spengel (1876) giebt ausdrücklich an, daß von den zahlreichen vorhandenen Vasa efferentia nur die vordersten funktionieren, die übrigen durch mehrfache Querwände gesperrt sind.

Im erwachsenen Tier entspricht das erste Vas efferens mit einer Ausnahme (Sperlerpes variegatus, Spengel 1876, wo es vom dritten Nierensegment entspringt), dem ersten Segment der Geschlechtsniere. Daß aber ursprünglich vor diesem definitiv ersten Vas efferens noch weitere Vasa efferentia gelegen waren, darauf läßt das Vorkommen von blinden Röhrchen, die wohl nichts anderes als Reste der Urogenitalverbindung sein können, schließen.

Bei den Urodelen bleiben in jedem Urnierenkanälchen der Geschlechtsniere trotz seiner Verbindung mit dem Hoden die Malpighi'schen Körperchen erhalten, nur bei Desmognathus fuscus konnte sie Spengel (1876) nicht finden. Rudimente der Urogenitalverbindung bleiben im Weibchen erhalten; Spengel fand bei den Weibchen von Salamandra, Siredon und Triton von jedem Malpighi'schen Körperchen ein Vas efferens ausgehen, fand sie ferner durch den Nierenrandkanal verbunden, von dem noch einzelne blind geschlossene Genitalkanälchen abgingen.

Für die Anuren giebt Nussbaum (1880a) an, daß bei zweibeinigen Larven von 7—8 Harnkanälchen feine Schläuche als Ausbuchtung der Bowman'schen Kapsel in die Genitalfalte hineinwachsen. Die Verbindung mit den Hodenampullen kommt erst im metamorphosierten Tiere, Mitte August, zu stande. Bei Bufolarven mit bereits entwickelten Hinterbeinen sind 12 Malpighi'sche Körperchen durch die Urogenitalverbindung in Zusammenhang mit der Keimdrüse (Hoffmann 1886). Im Gegensatz zu den Urodelen ist zu bemerken, daß

nur die primären Urnierenkanälchen Vasa efferentia entwickeln. Die Malpighi'schen Körperchen bleiben trotz der Urogenitalverbindung erhalten bei Rana esculenta und Bufo, sie gehen zu Grunde bei Rana fusca, Discoglossus, Alytes und Bombinator (Spengel 1876), infolgedessen bleibt bei Rana esculenta das ganze Urnierenkanälchen erhalten, bei Rana fusca nur der Tubulus collectivus, welcher mit einer Ampulle, dem letzten Ueberrest der Bowman'schen Kapsel, am Nierenrandkanal beginnt (Nussbaum 1880, Beissner 1899).

Beim Weibchen kommt die Urogenitalverbindung genau so wie beim Männchen zur Anlage, geht aber später innerhalb der Genitalfalte zu Grunde; Nierenrandkanal und Vasa efferentia können aber erhalten bleiben (Bidder 1846).

9. Ableitungswege der Reptilien.

Entwickelung des Eileiters (Müller'schen Ganges).

Der Müller'sche Gang der Reptilien gelangt bei beiden Geschlechtern auf beiden Seiten zur Entwickelung, er entsteht in seinem kranialen und kaudalen Abschnitt verschieden. Der kraniale Abschnitt, welcher eigentlich nur durch das spätere Ostium abdominale tubae dargestellt wird, geht aus einer Einfaltung des Cölomepithels hervor, der kaudale, welcher den eigentlichen Gang darstellt, durch ein selbständiges, kloakenwärts gerichtetes Auswachsen des kranialen Abschnittes.

Der Entwickelung des Müller'schen Ganges geht Schritt für Schritt die der Tubenfalte voraus. Die Tubenfalte ist anfangs nur eine einfache linienförmige Epithelverdickung (Tubenstreifen) im Be-



Fig. 458a. Querschnitt durch den vorderen Teil eines Embryo von Anguis fragilis, 16 mm lang vom Scheitel bis After. Auf der rechten Seite ist die Urnierenfalte in den Schnitt gekommen, an ihrer ventralen Kuppe beginnt die Tubenanlage durch eine Epithelverdickung in die Erscheinung zu treten, nach Braun (1878).

Fig. 458b. Die Urnierenfalte der Fig. 458a bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, um die Epithelverdickung an der Faltenkuppe zu zeigen.

reiche des Cölomepithelüberzuges der lateralen Fläche der Urnierenfalte, ungefähr parallel der Längsachse des Körpers. Im Bereiche dieses Streifens ist das sonst so flache und einschichtige Epithel kubisch, dann wird es mehrschichtig und erhebt sich dadurch in Gestalt einer Leiste (Tubenleiste), durch Einwachsen von Bindegewebe und Ausbildung eines Stromas entsteht endlich aus der Tubenleiste die Tubenfalte. Die Tubenfalte läuft nicht genau geradlinig, sondern ändert in den verschiedenen Regionen ihre Lage. In dem kranialen



Fig. 459. Querschnitt eines Embryo von Anguis fragilis in der Gegend des Tubentrichters (vorderes Ende der Urniere), nach BRAUN (1878). — Auf der linken Seite ist die Tubenrinne im Begriff, sich zu schließen, auf der rechten Seite die bereits gebildete Tube in der Tubenfalte getroffen.

Abschnitt der Urnierenfalte, in welchem die Urnierenkanälchen zurückgebildet werden, liegt sie an der ventralen Kuppe derselben, im Bereich der vordersten funktionierenden Urnierenkanälchen behält sie die ventrale Lage noch eine Strecke weit bei und rückt dann allmählich im Bereiche der mittleren und hinteren funktionierenden Urnierenkanälchen an die laterale Seite der Urnierenfalte (Fig. 458a, b und 459), um dann wieder hinter dem kaudalen Ende der Urniere an deren ventrale Kuppe zurückzukehren. Die Tubenfalte hebt sich nur im Bereiche der Urniere als besondere Bildung von der Urnierenfalte ab, vor und hinter der Urniere liegt sie in der Verlängerung der Urnierenfalte und keine Grenze zeigt uns den Uebergang zwischen beiden Falten, sie erscheinen als eine Falte, daher die Angabe der Autoren von der Höhe der Tubenfalte an ihrem vorderen und hinteren Ende: kaudal von der Urniere sind in der Gesamtfalte außer dem MÜLLERschen Gang der primäre Harnleiter und der Ureter eingeschlossen. Die Tubenleiste und die Tubenfalte entwickeln sich allmählich, ihnen folgt die Entwickelung des MÜLLERschen Ganges nach und zwar so frühzeitig, daß die Tubenfalte noch nicht ihre volle Länge erreicht hat, wenn der MÜLLERsche Gang in ihren kranialen Abschnitt einwandert. Der Tubenstreifen bietet nur in seinem kranialen Beginn besonderes Interesse. Er ist sehr verbreitet und stellt ein dreieckiges Feld dar mit kranialwärts gerichteter Basis und kaudalwärts gerichteter Spitze (v. MIHALKOVICS 1885). Die Spitze des Dreiecks ist der Ort, wo der Tubentrichter sich anlegt; die Epithelverdickung ist also größer als es für die Anlage des Tubentrichters notwendig wäre. Weder bei den Echsen, noch bei den Schlangen (BRAUN 1878, v. MIHAL-

kovics 1885) hat die dreieckige Epithelverdickung etwas mit der Vorniere zu tun; dagegen giebt Wilson (1896) an, daß bei Krokodilen diese an der lateralen Wand der Vornieren-Urnierenfalte gelegene Epithelverdickung zwischen die Nephrostome der Vorniere sich einschiebt und sie untereinander verbindet. Angesichts der Entstehung des Tubentrichters von Salamandra maculosa (s. p. 751) aus einer Epithelverdickung lateral vom zweiten Vornierennephrostom sind diese von Wilson aufgedeckten Beziehungen zwischen dem Tubenstreifen und den Vornierenostien von großer Wichtigkeit; sie ermöglichen es uns, theoretisch auch bei den Reptilien das Ostium abdominale in Beziehung zu den Vornierennephrostomen zu bringen; ehe wir natürlich auf diese Angaben den vollen Nachdruck legen, müßte Wilson uns den sicheren Nachweis liefern, daß es sich hier wirklich um Vornierennephrostome handelt.

Die Bildung des verbreiterten kranialen Endes des Tubenstreifens erfolgt bei Krokodilembryonen von 10 mm Länge (Wilson 1896), bei Embryonen von Anguis fragilis von 14—16 mm Scheitel-Afterlänge (Braun 1878), bei Lacerta agilis-Embryonen von 14—16 mm Länge (v. Mihalkovics 1885), bei Natterembryonen von 15—18 mm Länge (v. Mihalkovics 1885). Das Ostium abdominale entsteht durch eine Erhebung des Tubenstreifens an der Stelle, wo der dreieckige verbreiterte vordere Abschnitt in den eigentlichen schmalen Tubenstreifen übergeht. Die Ränder des Streifens erheben sich faltenförmig, vereinigen sich und schnüren sich mit Ausnahme der späteren Trichteröffnung von dem Cölomepithel vollständig ab. Damit ist der kraniale Abschnitt des Müller'schen Ganges entwickelt, er stellt jetzt ein kleines Blindsäckchen dar, das in dorsokaudaler Richtung in die Tubenfalte eindringt. Die erste Anlage des Tubentrichters wurde beobachtet bei Embryonen von Lacerta agilis von 19 mm Länge (v. Mihalkovics 1885), bei Embryonen von 39 mm Scheitel-Afterlänge (gestreckt gemessen) ist der Tubenblindsack schon gebildet (Braun 1878).

Der kaudale Abschnitt des Müller'schen Ganges entsteht durch freies Auswachsen des blinden Endes des Tubentrichters; an seinem Aufbau beteiligt sich weder der primäre Harnleiter noch das Cölomepithel; selbst Balfour und Sedgwick (1879), die den parallel dem primären Harnleiter verlaufenden Eileiter aller Wirbeltiere aus einer Zweiteilung des letzteren ableiten möchten, geben für Lacerta muralis zu, daß das hintere Ende des auswachsenden Tubentrichters nur mit dem primären Harnleiter in Kontakt, aber nicht in Verbindung sei.

Das Vorwachsen des kaudalen Abschnittes geschieht außerordentlich langsam. Bei Lacerta agilis ist die Tube am 26. Tage nach der Eiablage noch nicht über die Körpermitte hinausgewachsen (Braun 1878) und erreicht erst kurz vor dem Ausschlüpfen die Kloake, ohne aber in sie durchzubrechen. Bei Tropidonotus dauert das Wachstum der Tube bis zum 14. Tage nach der Eiablage (Braun 1878). Die vorwachsende Tube ist solid, ihr folgt in einiger Entfernung, vom Trichter ausgehend, kontinuierlich die Lichtung nach.

Der Durchbruch in die Kloake erfolgt sehr spät, erst im jungen Tier, wahrscheinlich nicht lange vor der erlangten Geschlechtsreife; das ist sicher bei Alligator mississippiensis (Szakall 1899) der Fall. Bei Emys lutaria endigt die Tube bei Tieren von 4 cm Plastronlänge noch blind, das Gleiche war der Fall bei einer Clemmys leprosa von

8 cm Plastronlänge (v. MÖLLER 1899). Bei Tropidonotusembryonen von 8—9 cm Länge ist der Durchbruch noch nicht erfolgt. Der Durchbruch erfolgt etwas lateral und ventral von der Mündung des primären Harnleiters; die beiden Tuben bleiben bis zur Kloake getrennt und münden auch unabhängig voneinander aus.

Eine Verlagerung des Ostium abdominale wie bei Selachiern und Salamandra tritt nicht ein, das Ostium findet sich auf allen Altersstufen immer kurz vor dem kranialen Urnierenende. Die Tubentrichter beider Seiten liegen nicht in der gleichen Höhe, der rechte mündet weiter kranial als der linke.

Die weitere Entwickelung der Tube besteht in der Ausbildung einer Schleimhaut mit zahlreichen Drüsen und der Anlage einer Muskulatur. Bei 8—9 cm langen Natterembryonen (v. MIHALKOVICS 1885) zwischen der auftretenden Färbung der Haut und dem Ausschlüpfen (RATHKE 1839) treten sowohl eine Ring- wie eine Längsmuskulatur auf. Im kaudalen Abschnitt mit Ausnahme des letzten Stückes vor Einmündung in die Kloake kommt die Muskulatur am besten zur Ausbildung und hat Anlaß zur Unterscheidung dreier Abschnitte gegeben, eines kranialen mit schwacher Muskulatur, eigentliche Tube, eines mittleren mit starker Muskulatur, Uterus, und eines kaudalen Abschnittes, wieder mit schwacher Muskulatur, Vagina (v. MIHALKOVICS 1885). Die meisten Tuben legen sich in späterer Zeit in starke Windungen; die Schlängelung tritt gewöhnlich unmittelbar vor der ersten Eiablage auf. Bei erwachsenen Reptilien stellt der Eileiter ein breites bandförmiges Gebilde dar, das durch das Eintreten der Eier mächtig erweitert wird und so in eine Anzahl von Kammern zerfällt; dieser Zustand wird bei den Geckotiden zum dauernden, auch im leeren Eileiter (BRAUN 1878).

Der Eileiter des Männchens wird in gleicher Weise wie der des Weibchens angelegt und erreicht wie bei diesem die Kloake, erlangt aber niemals eine Mündung in dieselbe (Anguis fragilis, Tropidonotus, Lacerta, BRAUN 1878). Hat der MÜLLER'sche Gang die Kloake erreicht, setzt seine Rückbildung ein, welche ihn durch körnige Degeneration, von hinten nach vorn fortschreitend, Stück für Stück zum Schwinden bringt. Bei Tropidonotus wird der ganze Gang zurückgebildet, bei Lacerta agilis und Anguis fragilis können Teile des kranialen Abschnittes ohne das Ostium abdominale erhalten bleiben (BRAUN 1878); auch im Verlauf der Tube können sowohl bei Lacerta, als bei Tropidonotus-Männchen kurz vor dem Ausschlüpfen noch unveränderte isolierte Teilstücke des kaudalen Abschnittes erhalten bleiben (BRAUN 1878); in einem einjährigen Tier sind diese Reste aber gewöhnlich spurlos verschwunden. Bei einem älteren Embryo von Gavialis Schlegelii konnte RATHKE (1866) keine Andeutung des MÜLLER'schen Ganges mehr finden.

Für ein abnormes Verhalten muß der zufällige Befund HOWE's (1887) gelten, der bei einem völlig ausgewachsenen geschlechtsreifen Männchen von Lacerta viridis das eine Mal beide, das andere Mal den rechten Eileiter vollständig erhalten fand. Der Eileiter hatte in diesem Falle sogar eine Mündung in die Kloake erworben.

Urogenitalverbindung.

Wir haben oben (p. 706, 709 u. 710) bereits die Anlage der Urogenitalverbindung bei beiden Geschlechtern besprochen. Von den Kapseln

der MALPIGHI'schen Körperchen der Geschlechtsniere, welche in einer Reihe etwas lateral von der Urnierenfalte liegen, gehen anfangs solide Fortsätze aus, welche erst horizontal-medianwärts verlaufen, dann unter rechtem Winkel ventralwärts in die Genitalfalte einbiegen. Bei Lacerta und Anguis fragilis erreichen die Genitalstränge in beiden Geschlechtern die Kuppe der Genitalfalte, bei Tropidonotus nur beim Männchen. An der Basis der Genitalfalte treten die ohnehin schon dicht aneinander liegenden Genitalstränge untereinander in Verbindung und bilden entweder ein längs verlaufendes Netz (Anguis und Lacerta) oder einen einzigen Längskanal (Tropidontus): wir haben diesen Kanal schon als Homologon des Nierenrandkanales bezeichnet. Genitalfaltenwärts von diesem Nierenrandkanal schlängeln sich die Fortsetzungen der Genitalstränge, ob sie sich auch vermehren, muß dahingestellt bleiben.

Die Zahl der angelegten Genitalstränge ist auf jeden Fall eine größere als die Zahl der später zur Funktion gelangenden. Eine auffallende Thatsache verzeichnet HOFFMANN (1889) bei Lacerta agilis. Hier sollen sich auch in der kaudalen Partie der Urniere aus den MALPIGHI'schen Körperchen Genitalstränge entwickeln; HOFFMANN verwertet diesen Befund schon in dem Sinne, daß ihre Anwesenheit auch in der hinteren Urnierenhälfte auf eine ehemalige größere Ausdehnung der Genitaldrüse schließen lasse.

Die meisten der angelegten Vasa efferentia werden während der embryonalen Entwickelung wieder zurückgebildet, so daß bei fast allen Reptilien nur die vordersten zwei oder drei erhalten bleiben.

10. Ableitungswege der Vögel.

Eileiter.

Der MÜLLER'sche Gang der Vögel entwickelt sich in zwei Abschnitten, einem kranialen und einem kaudalen. Beide Abschnitte werden auf beiden Seiten und bei beiden Geschlechtern gleich angelegt, später aber verschieden ausgebildet resp. zurückgebildet.

Der kraniale Abschnitt tritt am 4. oder 5. Bebrütungstage auf (GASSER 1874); bei Hühnerembryonen mit 49 Ursegmentpaaren (KEIBEL und ABRAHAM 1900), bei Embryonen von Melopsittacus undulatus mit 48 Ursegmentpaaren (ABRAHAM 1901) und 8,5—9 mm Länge (SOULIÉ 1902b). Seine Anlage findet sich an der lateralen Seite des vorderen Abschnittes der Urnierenfalte in dem ziemlich engen Winkel, welchen die letztere mit der lateralen Leibeswand bildet. Die Anlagestelle liegt in dem Niveau der sogenannten freien Glomeruli, ungefähr in der Höhe des 5. Ursegmentes; dabei ist festzustellen, daß sich die linke Anlage immer weiter kranialwärts befindet als die rechte. Das niedrige Epithel der Urnierenfalte wird an dieser Stelle cylindrisch und mehrschichtig und bildet ein dreieckiges Feld mit kranialwärts gerichteter Basis und kaudalwärts gerichteter Spitze. In dem Felde tritt eine Rinne auf, welche sich gegen die Spitze desselben zu mehr und mehr vertieft und sich schließlich in ihrem hinteren Abschnitt von der Oberfläche abschnürt: auf diese Weise entsteht ein Trichter, welcher seine Spitze mediokaudalwärts zwischen den primären Harnleiter und das Oberflächenepithel einschiebt. Mit der Ausbildung des Trichters ist der kraniale Abschnitt vollständig angelegt, die Mündung des Trichters wird zum Ostium abdom. tubae, die Spitze des Trichters wächst als kaudaler Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges selbständig aus.

Man hat selbstverständlich den Versuch gemacht, die Trichtermündung der Tube mit den Vornierenostien in Beziehung zu bringen, BALFOUR und SEDGWICK (1878/79) fassen das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges direkt als Vorniere auf. Sie unterscheiden hier drei Gruben des Peritoneums, welche untereinander durch solide Verdickungen des Cölomepithels verbunden werden und die sich zum kranialen Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges umwandeln sollen. GASSER (1879) bestätigt die Vielzahl der Gruben und fügt bei, daß die vorderste zum Ostium abdominale wird. Auch JANOŠIK (1885) giebt an, daß hinter dem eigentlichen Trichter in der Rinne noch zwei tiefere Stellen zu finden sind. Endlich wird die Vielzahl der Gruben dadurch noch bestätigt, daß in der erwachsenen Henne ein doppeltes Ostium als Varietät vorkommt. Da die erste Anlage der Rinne sich im Niveau des äußeren Glomerulus vorfindet, wird man förmlich darauf hingeleitet, eine Beziehung zwischen Ostium abdominale und Vornierenostien in Erwägung zu ziehen. Eine solche Beziehung zwischen beiden kann existieren, ist aber zur Stunde nicht nachzuweisen, wir wissen ja nicht einmal, welche Bedeutung die rudimentären Trichter im Niveau der äußeren Glomeruli haben, ob sie Vornierentrichter, oder ob sie Urnierentrichter sind; ferner ergiebt die genaue Beobachtung, daß die Trichter des MÜLLER'schen Ganges in dem verdickten Peritonealepithel neu gebildet werden; immerhin ist möglich, daß dieser Neubildungsprozeß an der Stelle der ehemaligen Vornierenostien erfolgt.

Der kaudale Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges entsteht durch ein selbständiges Auswachsen der Trichterspitze unabhängig vom Epithel des primären Harnleiters und unabhängig vom Cölomepithel, zwar setzt sich das dreieckige Feld des verdickten Cölomepithels, aus dem der kraniale Abschnitt entsteht, als verdickter Epithelstreifen kaudalwärts bis fast zur Kloake fort, allein dieser Streifen beteiligt sich in keiner Weise an dem Bau des kaudalen Abschnittes, er ist das Homologon der Tubenfalte der Reptilien und soll als Tubenleiste bezeichnet werden; die Tubenleiste verschwindet, sobald der MÜLLER'sche Gang die Kloake erreicht. Das Wachstum des kaudalen Abschnittes ist ein außerordentlich langsames, seine Entwickelung beginnt in unmittelbarem Anschluß an die Abschnürung der Trichterspitze, also am 4. bis 5. Bebrütungstage, frühestens bei 5 Tage 6 Stunden alten Embryonen von 11.5 mm größter Länge (KEIBEL und ABRAHAM 1900) erreicht er das kaudale Ende der Keimdrüse, bei 7 Tage 8 Stunden alten Embryonen den Beckeneingang und erst am 8. Tage, frühestens am Ende des 7., die Kloake. Die erste Anlage ist stets die eines soliden Stranges, in welchen erst nachträglich die Lichtung von der Trichterhöhle aus einwächst.

Das selbständige Auswachsen des MÜLLER'schen Ganges wird mit wenigen Ausnahmen von allen Autoren bestätigt, selbst BALFOUR (1878), welcher die Verhältnisse bei dem Hühnchen im Anschluß an seine Selachieruntersuchung nachprüft, muß es zugeben, allein sowohl an dieser Stelle, als in einer späteren gemeinsamen Arbeit mit SEDGWICK (1879) behauptet er, daß die Zellen, welche durch Apposition das freie Ende des MÜLLER'schen Ganges verlängern, in letzter Linie aus dem primären Harnleiter abstammen. Demgegenüber ist festzustellen, daß man stets eine völlige Unabhängigkeit des auswachsenden MÜLLER'schen Ganges feststellen kann, und daß sehr

häufig zwischen den Zellen des letzteren und denen des primären Harnleiters ein markanter histologischer Unterschied besteht. Nussbaum (1903), welcher gleichfalls die Nichtbeteiligung des primären Harnleiters an dem Aufbau des Müller'schen Ganges zugeben muß, behauptet aber, eine andere Erscheinung wahrgenommen zu haben: wo nämlich die auswachsende Spitze des Müller'schen Ganges den primären Harnleiter berührt, ist die Wand desselben etwas eingebuchtet und verdickt; die Zellen der verdickten Wandpartie zeigen Degenerationserscheinungen, und zwar immer nur an der Stelle der Spitzenberührung, oral und anal von dieser Stelle ist das Epithel normal. Nussbaum deutet diesen Vorgang so, daß beim Hühnchen neben der neu erworbenen selbständigen Entstehung des Müller'schen Ganges die ältere Form durch Ursprung vom primären Harnleiter erhalten bleibe; während die letztere aber bei den Selachiern bis zu einer Abspaltung vom primären Harnleiter führe, ende hier der Prozeß schon früher mit einer Degeneration der Bildungszellen.

Mit der Berührung der Kloake schließt die für beide Seiten und für beide Geschlechter gemeinsame Entwickelung des Müller'schen Ganges ab. Von jetzt ab folgt eine differente Entwickelung.

Weitere Entwickelung des linken Eileiters des Weibchens.

Der linke Müller'sche Gang des Weibchens kommt mit fortschreitender Entwickelung in seinem kranialen Drittel in eine eigene lange Gekrösfalte zu liegen, so daß er hier durch ein langes dünnes Band an die Urniere befestigt erscheint. Sein oberstes Ende bleibt verhältnismäßig dünn, sein mittleres Drittel verdickt sich und bildet eine starke Leiste auf der ventralen Fläche der Urniere; das untere Ende erweitert sich blasig und behält diese Gestalt bis vor die Kloake; die Aenderung in dem Durchmesser der drei Abschnitte tritt mit dem 12. Bebrütungstage auf (Gasser 1874).

Zwischen dem 8. und 10. Bebrütungstage bilden sich am Ostium abdominale die Fimbrien durch papillenförmige Wucherung der Trichterränder aus (v. Mihalkovics 1885). Die Muskulatur und die Flimmerhaare erscheinen erst im ausgeschlüpften Hühnchen. Die Einmündung in die Kloake wird sehr spät erworben; sie fehlt nach Gasser (1874) selbst noch beim halbjährigen Hühnchen. Die Stelle der Mündung selbst ist lange vorher durch die Verwachsung des Endes des Müller'schen Ganges mit der dorsalen Kloakenwand angedeutet, sie liegt zwischen den Mündungen des primären Harnleiters und der des Ureters.

Rückbildung des rechten weiblichen Eileiters.

Der rechte Eileiter bleibt nach dem 8. Tage in der Entwickelung zurück, in seinem oberen Abschnitt kommt er noch in eine Gekrösfalte zu liegen, welche aber nie so lang wie auf der linken Seite wird. Er verkürzt sich allmählich immer mehr in der Richtung von oben nach unten unter gleichzeitigem Schwunde der Lichtung, so daß sein oberes Ende immer weniger weit an der Urniere kranialwärts reicht; am 12. Tage findet man ihn schon nicht mehr in der Höhe der Geschlechtsdrüse, am 15. Tage überhaupt nicht mehr im Bereiche der Urniere (Gasser 1874). So bleibt zuletzt nach dem 15. Tage außer sparsamen Resten in der Richtung seines Verlaufes nur noch

eine kleine Höhle dicht an der Kloake übrig (GASSER 1874), eine Verbindung derselben mit der Kloake und damit ein Durchbruch des MÜLLER'schen Ganges tritt auf dieser Seite niemals ein.

Rückbildung des MÜLLER'schen Ganges beim Männchen.

Beim Männchen bleiben nach GASSER (1874) beide MÜLLER'schen Gänge gleichmäßig nach dem 8. Tage in der Entwickelung stehen. Dann schwindet ziemlich gleichzeitig in der ganzen Länge des Ganges, mit Ausnahme des untersten Endes, die Lichtung; durch diesen Vorgang wird das Ostium abdominale verschlossen (Embryonen des Hühnchens von 22 mm Länge). Die Tubenleiste bleibt noch an der äußeren Oberfläche der Urniere erhalten, man sieht in ihr Reste der MÜLLER'schen Gänge als solide Zellhaufen; ein Durchbruch in die Kloake findet niemals statt (GASSER 1874). Vom 13.—14. Tage der Entwickelung ab sind keine Spuren der MÜLLER'schen Gänge mehr vorhanden (WALDEYER 1870).

Urogenitalverbindung.

Wir haben die frühzeitige Anlage der Genitalstränge von den BOWMAN'schen Kapseln oder den Hälsen der benachbarten Urnierenkanälchen schon bei der Entwickelung der indifferenten Keimdrüse besprochen. Nach ihrem Abgang von der Urniere bilden die Genitalstränge an der Basis der Genitalfalte ein Netz, das Hodennetz. Zwischen dem 17. und 19. Tag der Entwickelung tritt in den Genitalsträngen eine Lichtung auf, und zwar nur in den Abschnitten zwischen Hodennetz und Keimepithel, die Abschnitte zwischen Hodennetz und Urniere erwerben ihre Lichtung erst nach dem Ausschlüpfen (SEMON 1887). Nicht alle der angelegten Genitalstränge werden in Kanälchen umgewandelt. Nur die aus dem vordersten Abschnitt der Urniere stammenden, entlang der Genitaldrüse gelegenen, werden zu Hodenkanälchen und Vasa efferentia; die übrigen werden zurückgebildet. In den Urnierenkanälchen, welche durch ihre Verbindung mit den Vasa efferentia zu Ableitungsröhren für den Samen werden, verschwinden die Glomeruli der MALPIGHI'schen Körperchen, die BOWMAN'sche Kapsel wird durch Erhöhung ihres Epithels zu einem gewöhnlichen Kanalabschnitt, der Tubulus secretorius wird nicht ausgebildet und bildet mit dem Tubulus collectivus nur ein leicht geschlängeltes Röhrchen.

11. Ableitungswege der Säuger.

Entwickelung des MÜLLER'schen Ganges der Säugetiere.

Der MÜLLER'sche Gang der Säuger wird auf beiden Seiten und bei beiden Geschlechtern angelegt; zur vollen Ausbildung gelangt er nur im weiblichen Geschlecht, beim Männchen wird er noch innerhalb der Fötalperiode wieder zurückgebildet. Seine Entwickelung läßt wie bei den übrigen Amnioten zwei Teile voneinander trennen, einen kranialen kürzeren, welcher durch Abschnürung einer Rinne des Cölomepithels entsteht, und einen kaudalen größeren, welcher aus dem selbständigen Wachstum des aboralen Endes des kranialen Abschnittes hervorgeht.

Die kraniale Rinne wird zunächst als eine umschriebene Verdickung des Cölomepithels an der lateralen Seite des kranialen Endes der Urniere dicht hinter dem Zwerchfellbande derselben angelegt; das Cölomepithel wird hier cylindrisch, dann mehrschichtig und sinkt

schließlich in mehr oder weniger großer Ausdehnung rinnenförmig ein. Die anfangs durchgehends seichte Rinne vertieft sich später in ihrem kaudalen Abschnitt, und dieser vertiefte kaudale Teil schnürt sich schließlich von seinem Mutterboden ab; es entsteht auf diese Weise ein dütenförmiges Gebilde, die Oeffnung der Düte entspricht dem nicht abgeschnürten kranialen Abschnitt der Rinne, die kloaken- und medianwärts gerichtete Dütenspitze dem abgeschnürten Abschnitt. Die Dütenspitze liefert durch ihr Auswachsen den kaudalen Abschnitt des Müller'schen Ganges, die Dütenöffnung wird zum Ostium abdominale tubae.

Die Anlage des kranialen Abschnittes des Müller'schen Ganges beginnt bei menschlichen Embryonen zwischen 8 und 14 mm Länge (Hans Meyer 1890, Tourneux 1892, Nagel 1894, Soulié 1903), die Bildung des blind endigenden Trichters ist bei einem Embryo von 12 mm N.-L., $5\frac{1}{2}$ Wochen alt, vollendet (Mac Callum 1902), dagegen findet Bierfreund (1889) bei einem Embryo von 16 mm größter Länge die Rinne noch nicht vom Cölomepithel abgeschnürt. Beim Kaninchen erfolgt die Bildung des kranialen Abschnittes des Müller'schen Ganges am 12. (Kölliker 1879) bis 15. Tage (v. Mihalkovics 1885) nach der Befruchtung als eine von Cylinderzellen gebildete Einstülpung des Cölomepithels in der Nähe des Zwerchfellbandes, und zwar an dessen medialer Seite (Egli 1876, Kölliker 1879, Janošik 1885). Bei der Katze muß der Trichter bei Embryonen zwischen 6 und 12 mm Länge auftreten (Soulié 1903). Mäusembryonen von 8 mm Länge zeigen noch keine Spur des Müller'schen Ganges, solche von 8,5 mm Länge besitzen bereits einen solchen von beträchtlicher Länge (Roud 1903). Keibel's (1897) Tabelle verzeichnet die erste Anlage des Müller'schen Ganges bei Schweineembryonen zwischen 12,4 mm größter Länge und 12 mm N.-L. einerseits und 19,4 mm größter Länge und 17 mm N.-L. andererseits; auch beim Schwein soll nach Janošik (1885) der Trichter medial von der Kuppe der Urnierenfalte liegen. Alle diese Zahlenwerte sind natürlich nur Einzelangaben, mit Ausnahme derjenigen von Keibel; trotz ihrer geringen Menge zeigen sie bereits, welch große Variabilität in der Entwickelung des Müller'schen Ganges herrscht; mit Zunahme des Beobachtungsmaterials können also die einzelnen Werte noch erhebliche Verschiebungen erfahren. Allgemein kann man nur sagen, es ist allen Säugern gemeinsam, daß der Müller'sche Gang zu einer Zeit auftritt, wo die Urniere nahezu ihre volle Entfaltung erreicht, die Geschlechtsdifferenzierung aber noch nicht begonnen hat.

Der Verschluß der Rinne bei Bildung der Düte kann diskontinuierlich erfolgen und dementsprechend die Abschnürung an ein bis zwei Stellen ausbleiben, es entsteht dann mehr als ein Trichter; so erklären sich die mehrfachen Ostia abdominalia der Tube (Waldeyer 1870, Henning 1873, Kollmann 1882); auch die Nebentuben Kossmann's (1895) können auf die Persistenz eines weiteren Trichters und seines Gangabschnittes zurückgeführt werden.

Ehe wir mit der Entwickelung des kaudalen Abschnittes beginnen, müssen wir uns mit der Bildung der Tubenfalte und des Genitalstranges beschäftigen. Die Tubenfalte entsteht im Anschluß an die Anlage des kranialen Abschnittes des Müller'schen Ganges, sie liegt wie diese an der Oberfläche der Urnierenfalte und wird von einem niedrigen cylindrischen Epithel bedeckt. In ihrem Verlauf entlang der

Urnierenfalte ist sie wechselnd, anfangs liegt sie als niedrige Leiste auf der lateralen Seite der Urnierenfalte, kommt dann auf die ventrale Kante derselben zu liegen (Fig. 460) und geht an dem kaudalen Pol der Urniere auf den Teil der Urnierenfalte über, welcher nur noch den primären Harnleiter enthält und welchen WALDEYER (1870) als Urogenitalfalte bezeichnet hat. Die Urogenitalfalte sitzt in ihrem kranialen Beginn noch der dorsalen Leibeswand auf, kommt

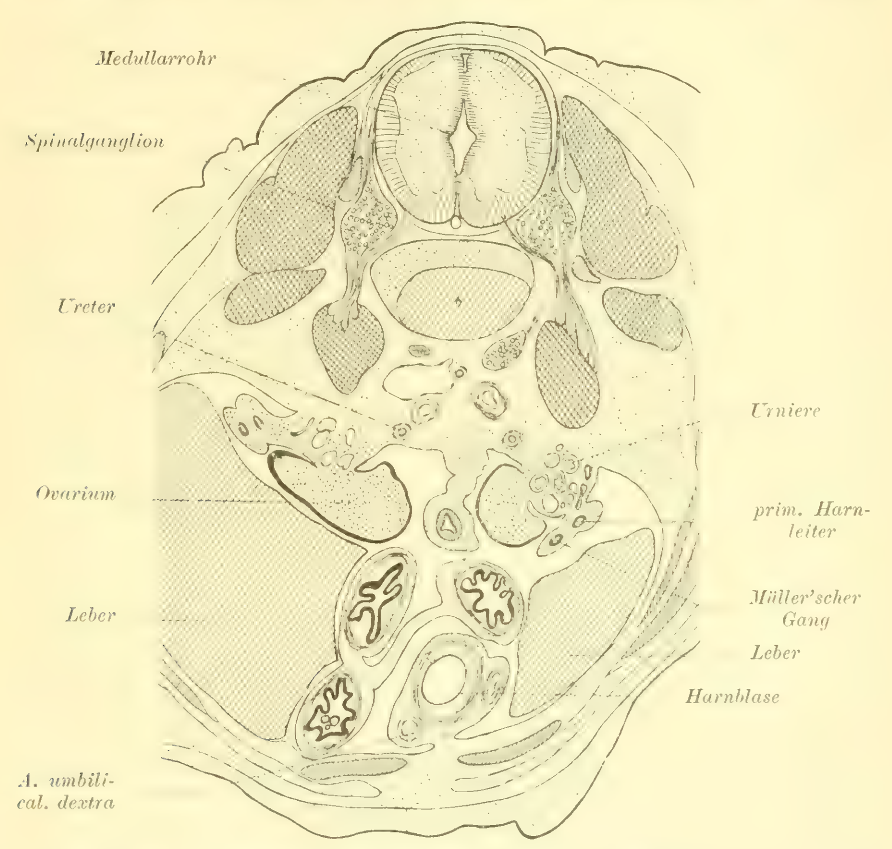


Fig. 460. Querschnitt durch einen weiblichen menschlichen Embryo von 25 mm NL., $8^1/_2$—8 Wochen alt, nach KEIBEL (1896). Vergr. ca. 16 : 1. — Die Urniere ist bereits in Rückbildung begriffen, an ihrer lateralen Seite liegt, in einer Falte eingeschlossen, der MÜLLER'sche Gang.

aber mit zunehmender Verjüngung der Leibeshöhle in der Gegend des späteren Beckens auf die laterale Wand derselben zu liegen, infolge dieses Verhaltens ändert sich ihre Richtung, anfangs dorsoventral verlaufend, geht sie am Becken in eine frontale Stellung über (Fig. 461). Die Tubenfalte ist anfangs gering entwickelt, so daß sie nur als Leiste erscheint; je älter der Embryo wird und je mehr die Urniere sich zurückbildet, um so deutlicher tritt sie als Falte hervor.

Innerhalb des Beckens in der Höhe der Harnblase verschmelzen die beiden Urogenitalfalten von rechts und links in der Mittellinie

und bilden auf diese Weise ein frontal gestelltes Septum (Fig. 462), welches kaudalwärts mit dem Boden der Beckenhöhle verschmilzt, kranialwärts mit ziemlich scharfwinkelig eingeknickter Kante endet:

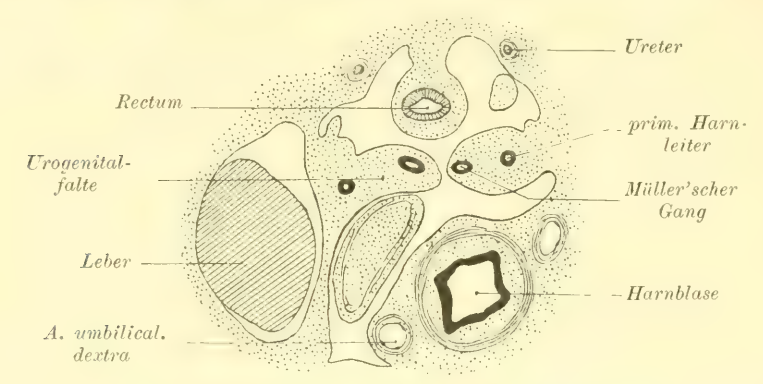


Fig. 461. Querschnitt durch das untere Ende der Leibeshöhle eines weiblichen menschlichen Embryo von 25 mm N.-L., $8^1/_2$—9 Wochen alt, nach KEIBEL (1896). — Die beiden Urogenitalfalten sind frontal gestellt und einander von links und rechts bis fast zur Berührung genähert, sie schließen die MÜLLER'schen Gänge und die primären Harnleiter ein.

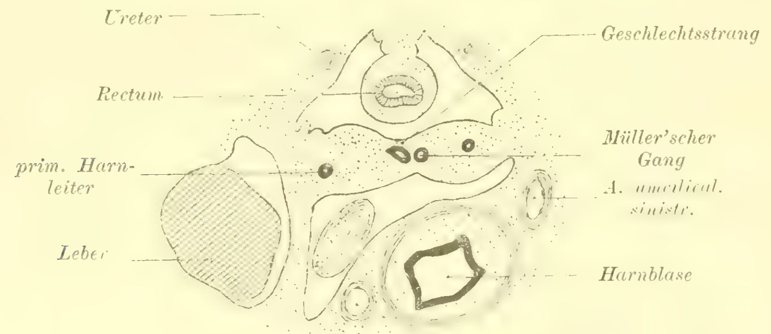


Fig. 462. Querschnitt durch den gleichen Embryo wie Fig. 461, nach KEIBEL (1896). — Die beiden Urogenitalfalten haben sich zum Genitalstrang vereinigt, die beiden MÜLLER'schen Gänge sind einander bis zur Berührung genähert.

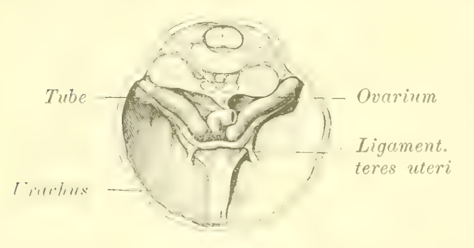


Fig. 463. Die Beckenorgane eines weiblichen menschlichen Embryo von 4 cm Länge in situ, nach NAGEL aus HERTWIG (1902). — Man sieht von oben auf den Genitalstrang und die vereinigten MÜLLER'schen Gänge.

der Winkel ist kranialwärts offen (Fig. 463). Dieses aus der Verwachsung der Urogenitalfalte hervorgegangene Septum trägt seit THIERSCH den Namen des Genitalstranges. Innerhalb des Genitalstranges verlaufen die primären Harnleiter und die Ureteren zunächst in kranio-kaudaler, dann unter fast rechtwinkligem Umbiegen in dorso-ventraler Richtung zum Sinus urogenitalis.

Die Vereinigung der beiden Urogenitalfalten bleibt bei den Monotremen aus, bei den Marsupialien erfolgt sie unvollständig, und zwar nur im Bereiche des oberen Abschnittes der späteren Vagina, da, wo sich die beiden Vaginae zum Sinus vaginalis vereinigen; von hier aus kann die Vereinigung ein Stück weit kranialwärts sich fortsetzen und

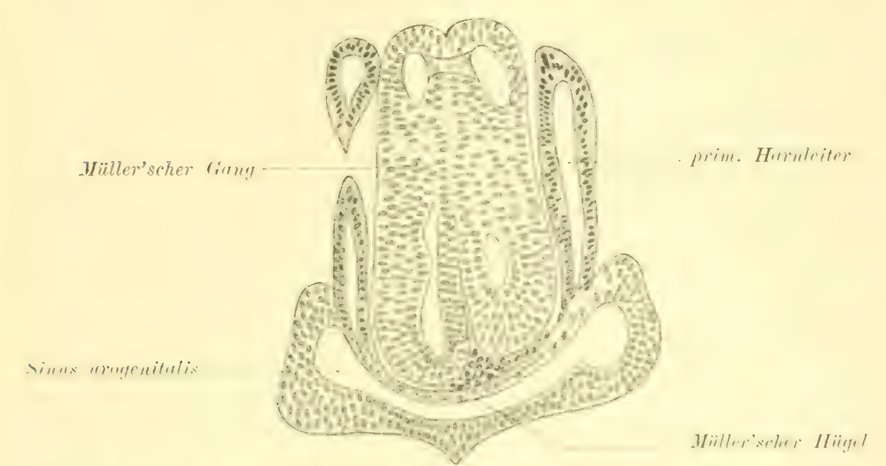


Fig. 464. Querschnitt durch den Sin. urogenitalis in der Höhe der Einmündungsstelle der primären Harnleiter. Weiblicher menschlicher Embryo von 25 mm NL., 8½—6 Wochen alt, nach KEIBEL (1896). — Der Querschnitt trifft die horizontalen Teile der primären Harnleiter und MÜLLER'schen Gänge der Länge nach. Die noch blind geschlossenen MÜLLER'schen Gänge stülpen die dorsale Wand des Sin. urogenitalis ein und bilden so den MÜLLER'schen Hügel.

das sogen. obere Tubengekröse (ZUCKERKANDL 1897) bilden, ebenso kann sich der Verschluß auch kaudalwärts weiter fortsetzen und nur so viel Raum lassen, daß eben die Ureteren zwischen den beiden Vaginae hindurchtreten können. Bei allen übrigen Säugetieren wird der Genitalstrang vollständig gebildet.

Der kaudale Abschnitt des MÜLLER'schen Ganges entsteht durch selbständiges Auswachsen der Trichterspitze entlang und innerhalb der Tubenfalte; er schiebt sich zwischen Cölomepithelüberzug und primären Harnleiter ein und benutzt den letzteren als eine förmliche Leitbahn, an der er kloakenwärts herabgleitet. Seine auswachsende Spitze erscheint immer sowohl vom Epithel des Harnleiters, als von dem der Cölomwand abgrenzbar, er wächst also nur auf Kosten seiner eigenen Elemente. Die erste Anlage ist solid, ist eine Strecke weit der lichtungslose Strang gebildet, folgt ihm, vom Trichter ausgehend, die Lichtung nach. In dem röhrenförmigen Teil ist das Epithel radiär zur Lichtung angeordnet und cylindrisch, in dem soliden Teil ist das Epithel kubisch und regellos durcheinander gewürfelt. Solange der Gang wächst, sind beide Abschnitte immer unterscheidbar; ist aber die Lichtung bis an die Kloakenwand vorgedrungen, dann enthält der ganze Abschnitt nur eine Art von Epithel; die verschiedene epitheliale Auskleidung von Uterus und Vagina bildet sich erst später aus. Dagegen will NAGEL die beiden durch das Verhalten ihres Epithels charakterisierten Abschnitte des MÜLLER'schen Ganges in Uterus und Vagina übergehen lassen, so daß von Anfang an die

Grenze zwischen beiden Abschnitten gegeben wäre; das ist aber sicher nicht der Fall. Man kann an allen Säugetieren mit dem Fortschreiten der Lichtung auch die Umänderung in der Epithelauskleidung feststellen. An der dorsalen Wand des Sinus urogenitalis angelangt, brechen die Müller'schen Gänge nicht sofort durch, sondern bleiben lange Zeit blind geschlossen liegen. Vor ihrem Durchbruch buchten sie die Wand des Sinus ein und bilden eine Papille, auf welcher später die gemeinsame Mündung erfolgt: die Papille hat v. Mihalkovics (1885) den Müller'schen Hügel getauft (Fig. 464).

Der Gang wächst außerordentlich langsam auf die Kloake zu. Erst wenn er den Genitalstrang erreicht, beginnt er schneller zu wachsen, für die letztere Annahme ist beweisend, daß man im Geschlechtsstrang aller Embryonen den Müller'schen Gang gewöhnlich in ganzer Länge des letzteren antrifft (v. Mihalkovics 1885).

Aus den in der Litteratur zerstreuten Angaben über das Wachstum des Müller'schen Ganges stelle ich folgende Angaben zusammen:

1) Mensch. Der Müller'sche Gang erreicht die Mitte der Urniere bei einem Embryo von 12 mm größter Länge (Nagel 1889), das Ende derselben: einmal bei einem Embryo von 22 mm größter Länge (Nagel 1889), zweitens bei einem männlichen Embryo von 24 mm größter Länge (Tourneux 1892); er wächst in den Geschlechtsstrang ein in einem menschlichen Embryo von 17,5 mm N.-L., 47 bis 51 Tage alt (Keibel 1902), und einem solchen von 25 mm größter Länge (v. Mihalkovics 1885); an die Wand des Sinus urogenitalis gelangt er frühestens bei 26 mm (Tourneux 1892) bis 28 mm (Herzog 1904) langen Männchen und 28 mm langen (Tourneux 1892) weiblichen Embryonen; an der Wand des Sinus urogenitalis kann er bis zum 4. Monat unverändert liegen bleiben: der Müller'sche Hügel wird von Keibel (1896) bei einem 25 mm langen, $8^{1}/_{2}$ bis 9 Wochen alten weiblichen Embryo angegeben.

2) Kaninchen. Der Müller'sche Gang gewinnt die Mitte der Urniere bei 15 mm langen Embryonen (Langenbacher 1882) am 15. Tage der Entwickelung (Egli 1876), das kaudale Ende der Urniere bei 20 mm langen Embryonen (Langenbacher 1882) am 16. Tage der Entwickelung (Egli 1876), den Sinus urogenitalis bei Embryonen von 25 mm Länge (v. Mihalkovics 1885), am 18. Tage (Egli 1876), 19.—20. (Kölliker 1879) Tage der Entwickelung.

3) Schwein. Der Müller'sche Gang endet im oberen Drittel der Urniere bei 20—22 mm langen Embryonen (Nagel 1889), er erreicht den Geschlechtsstrang noch nicht bei einem Embryo von 24 mm größter Länge und 22,4 mm N.-L. (Keibel 1897), er tritt in den Geschlechtsstrang ein bei Embryonen von 33 mm größter Länge und 28 mm N.-L. (Keibel 1897).

4) Bei dem Rind wachsen die Müller'schen Gänge bei Embryonen von 4 cm Länge in den Geschlechtsstrang ein und enden bei Embryonen von 5 cm Länge am Sinus urogenitalis (v. Mihalkovics 1885).

5) Bei dem Meerschweinchen erreicht der Müller'sche Gang bei einem Embryo von 17 mm Länge die Kloake (Retterer 1903a).

6) Bei der Ratte hatte in einem Embryo von 15 mm Länge der Müller'sche Gang den Sinus urogenitalis erreicht (Soulié 1903).

Der Müller'sche Gang liegt in seinem kranialen Abschnitt latera vom primären Harnleiter, dann überkreuzt er ihn, ventral an ihm vor-

beiziehend, und gelangt an seine mediale Seite; die Ueberkreuzung findet in der Höhe des kaudalen Urnierenpoles oder in der Urogenitalfalte statt. Genau wie sein Nachbar, der primäre Harnleiter, läuft der MÜLLER'sche Gang bis in die Höhe des Sinus urogenitalis senkrecht abwärts, biegt dann in fast rechtem Winkel um und erreicht die dorsale Wand des Sinus. Die Ursache für den Lagewechsel ist nicht aufgedeckt; was man als Grund angiebt (NAGEL 1889), einmal die spiralige Drehung der Urnierenkante, zweitens das medialwärts erfolgende Umschlagen der Urnierenfalte, kann eine mechanische Erklärung nicht geben, da diese Prozesse ablaufen, ehe der MÜLLER'sche Gang herabwächst; der Lagewechsel ist bereits bei Echidna zu konstatieren (KEIBEL 1904).

Ehe der MÜLLER'sche Gang in die Kloake durchbricht, tritt bei sämtlichen Säugern, mit Ausnahme der Monotremen eine Verschmelzung der beiden MÜLLER'schen Gänge im Bereiche des Genitalstranges ein, aus der Verschmelzung entsteht der Genitalkanal der Autoren, für den ich nach dem Vorschlag von TOURNEUX den Namen „Uterovaginalkanal" gebrauchen will. Die Verschmelzung der beiden MÜLLER'schen Gänge beginnt bei keinem Säugetier an dem einen oder anderen Ende des Genitalstranges, sondern immer gegen die Mitte zu, gewöhnlich am Uebergang des mittleren in das kaudale Drittel des Genitalstranges, entsprechend der oberen Grenze der späteren Vagina, und schreitet von da gegen das kraniale und kaudale Ende fort, und zwar gegen das kaudale schneller als gegen das kraniale, so daß man schon bei wenig älteren Embryonen den untersten Teil der MÜLLER'schen Gänge bis auf die allerletzte Stelle unmittelbar an der Sinuswand vereinigt vorfindet. Diese raschere Verschmelzung des untersten Abschnittes erklärt es, daß wir häufiger eine einfache Vagina bei geteiltem Uterus als einen einfachen Uterus bei doppelter Vagina nachweisen können.

Die Verschmelzung und der Zusammenfluß der Lichtung kann an mehreren gesonderten Stellen gleichzeitig erfolgen (DOHRN 1872).

Die Zeit, in welcher der gesamte Uterovaginalkanal gebildet wird, ist großen Schwankungen unterworfen, es unterliegt deshalb der Prozeß zahlreichen Varianten. Die Verschmelzung kann eintreten, ehe das Wachstum des kaudalen Abschnittes abgeschlossen ist, oder erst wenn es vollendet ist; die verschmelzenden Abschnitte können bereits hohl oder noch solid sein, letzteres gilt fast als Regel für die am weitesten kaudal gelegenen Abschnitte; endlich kann der Uterovaginalkanal in seinem vaginalen Abschnitt noch nicht vereinigt sein, wenn der Durchbruch seiner Lichtung in die des Sinus urogenitalis erfolgt. In den weiter unten folgenden speciellen Angaben findet der Leser die genauen Einzelheiten. Ein längeres Verharren bei einer der Varianten leitet allmählich zur Entwickelungshemmung über (Uterus bicornis, Uterus duplex, Vagina duplex u. s. w.).

Bei den Monotremen bleibt die Vereinigung der beiden MÜLLER'schen Gänge aus, sie münden getrennt in die sogenannten Genitaltaschen des Sinus urogenitalis. Bei den Marsupialiern verschmelzen die beiden MÜLLER'schen Gänge an der Stelle, welche der oberen Grenze der späteren Vagina entspricht. Die Verschmelzung fand VAN DER BROEK (1904) bei einem weiblichen Beuteljungen von Phalangista vulpina von 16,7 mm Länge vollzogen. Die Verschmelzungsstelle will ich als Sinus vaginalis bezeichnen, obgleich unter

diesem Namen eigentlich mehr ihre unpaare, kaudalwärts gerichtete Ausstülpung verstanden wird, die sich zu einer dritten Vagina umgestalten kann. Auf dieser allerersten Stufe des Uterovaginalkanales bleiben die Müller'schen Gänge der Marsupialier stehen. Nur bei den Macropidae verschmelzen noch die beiden paarigen Vaginae kurz vor ihrer Einmündung in den Sinus urogenitalis miteinander. Der Grund für die Nichtverschmelzung der Vaginae liegt in dem Verhalten des Ureters. Während derselbe bei allen übrigen Säugern im fertig entwickelten Zustand auf der lateralen Seite des primären Harnleiters liegt, bleibt er bei den Monotrenen und Marsupialern auf dessen medialer Seite und damit auch an der medialen Seite der beiden Müller'schen Gänge liegen; infolgedessen verlaufen die Ureteren im erwachsenen Tier zwischen den beiden Vaginae hindurch. Daß auch bei allen übrigen Säugern der Ureter auf der medialen Seite des primären Harnleiters ausgestülpt und erst später auf die laterale Seite verschoben wird, habe ich bei der Entwickelung des Ureters ausführlicher auseinandergesetzt (s. p. 332).

Bei allen übrigen Säugern kommen unter normalen Verhältnissen Uterus und Vagina zur vollständigen Vereinigung. Die genauen Einzelheiten des Verwachsungsprozesses ergiebt die folgende Zusammenstellung:

1) Mensch. Es liegen hier so zahlreiche Angaben vor, daß sie sich mit einiger Sicherheit machen lassen. Bei Embryonen von 21 mm gr. L. (Kollmann 1879) sind die Müller'schen Gänge noch unverschmolzen; die Verschmelzung beginnt bei Embryonen von 25,0 mm (Dohrn 1872) bis 28 mm (Herzog 1904), in der 7.—8. Woche (v. Mihalkovics 1885) gewöhnlich etwas kaudal von der Mitte des späteren Genitalstranges; bei Embryonen von 30 mm gr. L. sind die zwei unteren Drittel verschmolzen; bei 32 mm langen Embryonen ist frühestens der ganze Uterovaginalkanal gebildet (Bierfreund 1889). Ueberall aber, wo derselbe als in ganzer Ausdehnung gebildet angegeben wird, sind die letzten Abschnitte unmittelbar an der Wand des Sinus urogenitalis noch unverschmolzen (Tourneux und Legay 1884, v. Mihalkovics 1885, Bierfreund 1889, Tourneux 1892). Diese letzten unverschmolzenen Abschnitte können sehr lange in diesem Zustand verharren, Tourneux und Legay fanden die Nichtvereinigung noch bei einem 7,5 cm langen Embryo, ja der Durchbruch in den Sinus urogenitalis kann vor ihrer Vereinigung eingeleitet werden. Dohrn (1872) fand diese doppelte Mündung der Vagina unter 800 Fällen allerdings nur einmal bei einem 25 mm langen Embryo; bei männlichen Embryonen findet man sie relativ häufig. Daß ein solches Stadium entwickelungsgeschichtlich vorkommen muß, geht aus den bekannten Entwickelungshemmungen hervor.

2) Kaninchen. Kölliker (1879) beobachtete eine getrennte Einmündung beider Müller'schen Gänge.

3) Meerschweinchen. Das Zusammentreten der beiden Müller-schen Gänge erfolgt bei Embryonen von 25 mm gr. L., die Bildung des Uterovaginalkanales ist bei Embryonen von 35 mm gr. L. vollkommen (Retterer 1903a).

4) Maus. Tourneux und Legay (1884) finden die ersten Verschmelzungen der Müller'schen Gänge in einem Embryo von 16 mm Länge.

5) Schwein. Der Zusammentritt der Müller'schen Gänge be-

ginnt bei Embryonen von 48 mm gr. L. Bei 58 mm langen Embryonen vollzieht sich ihre Verschmelzung fast genau in der Mitte des Genitalstranges, bei Embryonen von 67 mm Länge ist sie bis auf das oberste und unterste Ende vollendet (TOURNEUX und LEGAY 1884).

6) Schaf. Die erste Verschmelzungsstelle liegt dicht oberhalb der Mündung und ist frühestens bei Embryonen von 31 mm gr. L. nachzuweisen, vollendet ist die Verschmelzung frühestens bei Embryonen von 40 mm Länge, spätestens bei solchen von 50 mm Länge (DOHRN 1872), doch werden auch getrennte Einmündungen in den Sinus urogenitalis angegeben (DOHRN 1872, LANGENBACHER 1882).

7) Rind. Der Uterovaginalkanal formt sich bei Embryonen von 50 mm Länge und ist in seiner Entwickelung sicher bei 80 mm langen Embryonen vollendet (DOHRN 1872), aber auch hier finden DOHRN (1872) und LANGENBACHER (1882) zuweilen eine doppelte Mündung in den Sinus.

8) Katze. Bei der Katze wachsen die beiden MÜLLER'schen Gänge in der Mitte frühestens bei Embryonen beider Geschlechter von 22 mm gr. L. zusammen (TOURNEUX und LEGAY 1884).

Der Durchbruch der MÜLLER'schen Gänge erfolgt bei allen darauf untersuchten Säugetierembryonen noch während der Fötalperiode. Meist vollzieht er sich erst nach abgeschlossener Vereinigung zwischen den beiden MÜLLER'schen Gängen, doch haben wir oben sowohl für den Menschen als Kaninchen, Schaf und Rind das Vorkommen einer getrennten Einmündung in den Sinus urogenitalis festgestellt. Der Durchbruch erfolgt bei den Menschen in beiden Geschlechtern in gleicher Art und Weise, nach VAN ACKEREN (1888) bei $3^1/_2$ und 4 Monate alten Embryonen. TOURNEUX und LEGAY setzen den wirklichen Durchbruch auf das Ende des 5. Monats, es sind hier eben große Variationsbreiten anzunehmen. Die Mündung liegt entweder in gleicher Höhe mit der des primären Harnleiters oder etwas kaudal von ihr. Bei Echidna giebt KEIBEL (1902) die Mündung etwas lateral und kranial vom primären Harnleiter an.

Der MÜLLER'sche Gang beim Männchen.

Der MÜLLER'sche Gang wird, wie wir oben festgestellt hatten, bei beiden Geschlechtern und auf beiden Seiten angelegt, bei dem Männchen sogar so weit, daß ein Durchbruch in den Sinus urogenitalis erfolgt. Gewöhnlich schon vor Eintritt des Durchbruches beginnt seine Rückbildung. Beim Menschen macht sich das zuerst bei Embryonen von 5,8 cm gr. L. bemerkbar (JANOŠIK 1885), in 6 cm langen Embryonen sind die oberen zwei Drittel des Ganges vollständig, in 7,5 cm langen Embryonen der Gang bis zu seiner rechtwinkligen Umbiegungsstelle in der Höhe des Sinus urogenitalis verschwunden, bei 9 cm langen Embryonen ist nur noch ein kleiner Rest vorhanden (BIERFREUND 1889). Die letzten, auch im Erwachsenen übrig bleibenden Stücke sind das obere Ende, welches zur MORGAGNIschen Hydatide wird, und das untere Ende, welches den Uterus masculinus bildet; letztere Bezeichnung ist falsch, denn das untere Ende des MÜLLER'schen Ganges, unmittelbar am Sinus urogenitalis, entspricht der Vagina und nicht dem Uterus. Die Hydatide ist in 27,6 Proz. der Fälle im Erwachsenen vorhanden (TOLDT 1891). In ihrem Inneren kommt ein von Flimmerepithel ausgekleidetes Kanälchen vor, welches unter Umständen in einer Grube an der Oberfläche

der Hydatide ausmünden kann (TOLDT 1891); da auch die ganze Oberfläche der Hydatide flimmert, liegt es nahe, an Ueberreste des von Flimmerepithel ausgekleideten Ostium abdom. tubae zu denken. Beim Kaninchen sind bei einem männlichen Foetus vom 23. Tage und 7 cm Länge die beiden MÜLLER'schen Gänge meist restlos verschwunden, die Rückbildung beginnt bei 5 cm langen Embryonen (LANGENBACHER 1882). Ein Rest des oberen Endes kommt als Hydatide vor. Die unpaare Samenblase des Kaninchens, welche fälschlicherweise als Uterus masculinus gedeutet wurde, ist kein Rest des distalen Endes des MÜLLER'schen Ganges, sondern entsteht aus einer Vereinigung der Mündungen der beiden primären Harnleiter (KÖLLIKER 1879, LANGENBACHER 1882); ein echter Uterus masculinus kann nämlich vorkommen und besteht dann neben der unpaaren Samenblase (LANGENBACHER 1882).

Differenzierung der MÜLLER'schen Genitalgänge.

Von **A. Bühler.**

a) Weibliches Geschlecht.

Von einer eigentlichen geschlechtlichen Differenzierung der Genitalgänge in dem Sinne wie bei der Keimdrüse kann nicht gesprochen werden, da diese Gänge nur beim weiblichen Geschlecht eine über das eben geschilderte indifferente Stadium hinausgehende Ausbildung erfahren, beim männlichen Geschlecht aber einer mehr oder weniger vollkommenen Rückbildung verfallen.

Die Weiterentwickelung der MÜLLER'schen Gänge zum Tubo-utero-vaginal-Tractus ist beim Menschen am eingehendsten studiert worden; ich wähle daher diesen zum Ausgangspunkt der nachfolgenden Schilderung, und berücksichtige damit zugleich diejenige Differenzierungsform, die sich entwickelungsgeschichtlich am weitesten vom Ausgangspunkt entfernt.

Die indifferente Entwickelung der Genitalgänge erreicht, wie im vorausgehenden Kapitel geschildert wurde, ihr Ende in dem Zeitpunkt, wo die Gänge der beiden Seiten, im Geschlechtsstrang vereinigt, den Sinus urogenitalis erreicht und ihr Lumen oder wenigstens ihr Epithel mit dem Lumen resp. Epithel des letzteren vereinigt haben. Daß bezüglich der Details sowohl zwischen den verschiedenen Tierformen wie auch bei den einzelnen Individuen gleicher Art manche Variationen vorkommen, wurde bereits betont und ergiebt sich weiter aus den nachfolgenden Ausführungen.

Bei einem menschlichen weiblichen Embryo aus der 9. Woche mit 29 mm St.-Sch.-L. besteht nach KEIBEL (1896) der Genitaltraktus aus einem kaudalen, verschmolzenen Stück von ca. 1 mm Länge[1]) und den paarigen getrennten Abschnitten von mindestens doppelter Länge. An beiden Abschnitten ist zu unterscheiden: 1) der centrale Epithelkern; 2) die mesenchymatische Wand und 3) die Cölomhülle.

1. Epithelauskleidung.

Der centrale Epithelkanal des Geschlechtsstranges ist von dem eben genannten Embryo in Fig. 465 nach KEIBEL dargestellt. Die

1) An seiner Fig. 9, Taf. IV, gemessen.

beiden Epithelrohre der MÜLLER'schen Gänge sind in der größten Länge des Geschlechtsstranges äußerlich und innerlich vereinigt zu einem einfachen Kanal, ausgekleidet mit einfachem Cylinderepithel und querovalem Lumen, das da und dort noch von epithelialen Substanzbrücken durchsetzt wird. Das gleiche Epithel finden wir fortgesetzt, wo kurz unterhalb des kranialen Endes des Genitalstranges die beiderseitigen MÜLLER'schen Gänge sich trennen, um in den Urogenitalfalten weiter zu den Ovarien zu verlaufen. Im vorausgehenden Kapitel wurde geschildert, wie sie dabei, im freien Rande der genannten Falten gelegen, im kaudalen Abschnitte medial vom primären Harnleiter liegen, dann diesen entsprechend dem kaudalen Pol der Urniere auf seiner ventralen Seite kreuzen und ihr kraniales Ende auf dessen lateraler Seite zu finden.

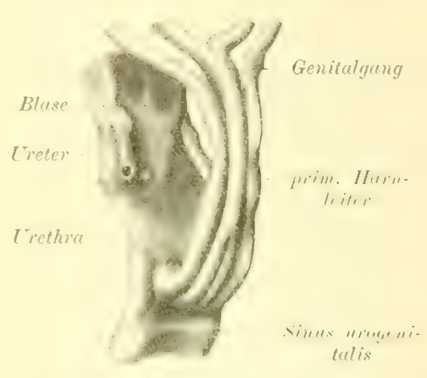


Fig. 465. Sinus urogenitalis mit Harnblasenmündung und den Kanälen des Geschlechtsstranges eines menschlichen ♀ Embryo von 29 mm St.-N.-L. (nach KEIBEL, 1896).

Kurz vor ihrer Vereinigung mit dem Sinus urogenitalis trennen die MÜLLER'schen Gänge wieder ihre Lumina, indessen ihr Epithel verschmolzen bleibt. So entsteht an ihrem kaudalen Ende ein Pfropf mehrschichtigen kubischen Epithels, der sich an das hier niedrige Epithel des Sinus urogenitalis andrängt und mehr oder weniger lange vor Vereinigung der beiderseitigen Lumina mit ihm verschmilzt. Es entsteht dadurch zwischen den Mündungstellen der beiden Urnierengänge jene seit v. MIHALKOVICZ (1885) unter dem Namen „MÜLLER'scher Hügel" bekannte Vorwölbung der dorsalen Sinuswand. Fig. 465 illustriert, von hinten links betrachtet, diese Verhältnisse. Sie zeigt zugleich die durch Entfernung der Ureterenmündung vom primären Harnleiter entstandene primäre Urethra und das Trigonum vesicae, dessen Spitze bis gegen den MÜLLER'schen Hügel herabreicht. Wie dieser letztere zum Ostium vestibulare vaginae beim Weib und zu dessen männlichem Homologon, dem Colliculus seminalis, sich umgestaltet, wird unten gezeigt. An dieser Stelle sei erwähnt, daß diese Homologie zuerst von H. MECKEL (1848) und THIERSCH (1852) im Prinzip erkannt und von TOURNEUX und LEGAY (1884) ausgesprochen worden ist.

Am beschriebenen Epithelrohr ist auf dieser Stufe irgend eine Andeutung der späteren Gliederung des Genitalkanales noch nicht eingetreten. Bevor dies geschieht, müssen die beiderseitigen Urogenitalfalten sich noch auf eine beträchtliche Strecke zum Genitalstrang vereinigen, damit, wenigstens was den Menschen anbetrifft, der Uterus, der zur Zeit in seiner größeren Hälfte zweihörnig ist, einfach werde. Aeußerlich ist indessen schon von Embryonen von 24 mm gr. L. an (RATHKE 1832, KUSSMAUL 1859, KÖLLIKER 1861, ROESGER 1894) an den Plicae urogenitales die Grenze zwischen Uterus und Tube durch die Anheftung der spätern Ligamenta rotunda gekennzeichnet. Wenn in der 12. Embryonalwoche die Verschmelzung beider Uro-

genitalfalten und ihrer Höhlungen bis zu dieser Stelle erfolgt ist, hat der Uterus seine einfache Form erreicht (Roesger 1894). Doch bleibt noch bis an das Ende der Fötalzeit der Fundus uteri eingesattelt (Uterus arcuatus) in Reminiscenz an seinen Bildungsmodus (Bayer 1903).

Während sich so eine Trennung in Tuben und Uterus auch innerlich zu erkennen giebt, weniger nach dem Charakter des Epithels als durch Verschmelzung des uterinen Abschnittes zu einheitlichem Rohr, bereitet sich im Geschlechtsstrang eine Unterscheidung von Uterus und Vagina vor durch Differenzierung des Epithels. Ein kranialer Abschnitt behält sein offenes Lumen. Seine Epithelauskleidung besteht aus einer einfachen Schicht schmaler Cylinderzellen von 16—25 μ Höhe in der Fundusgegend, die allmählich übergeht in ein mehrzeiliges Cylinderepithel von 32—50 μ Höhe gegen die Mitte des Geschlechtsstranges (Nagel 1891: menschlicher Embryo von 4—4,5 cm Rumpflänge). Der kaudale Abschnitt büßt nach den einen Autoren (Tourneux und Legay 1884, Roesger 1894, Werth und Grusdew 1898) sein ursprüngliches Lumen ein oder hat nach anderen (Nagel 1891) von vornherein keines besessen, indem er sich aus dem oben beschriebenen terminalen Zellpfropf der Müllrr'schen Gänge entwickelt. Sicher ist, daß vom 4. Monat an bis etwas über die Mitte der Fötalzeit hinaus ein verschieden großer Abschnitt, jedenfalls stets der kaudalste Abschnitt des Genitalkanales durch Anhäufung von kubischen Epithelzellen ausgefüllt wird (Geigel 1883, Tourneux und Legay 1884, Mihalkovics 1885, Bierfreund 1889, Nagel 1891, Klein 1894, Werth u. Grusdew 1898). Fig. 466 giebt eine Anschauung des beschriebenen Verhaltens und demonstriert zugleich den allmählichen Uebergang des mehrschichtig-kubischen Epithels des späteren Vaginalteiles in das hohe Cylinderepithel des Cavum uteri (Tourneux und Legay, Nagel). Das Verhalten des Lumens spricht mehr für die Tourneux'sche Ansicht von der sekundären Ausfüllung des Scheidenkanales, da nach übereinstimmenden Angaben bei älteren Embryonen die ganze Scheide solid ist. An der Zeichnung erkennt man auch den Beginn einer (soliden) Ampulle, die, später sich noch mehr ausweitend, dicht über dem Ostium verstibulare vaginae gefunden wird. Die ursprüngliche bindegewebliche Scheidewand zwischen Sinus urogenitalis

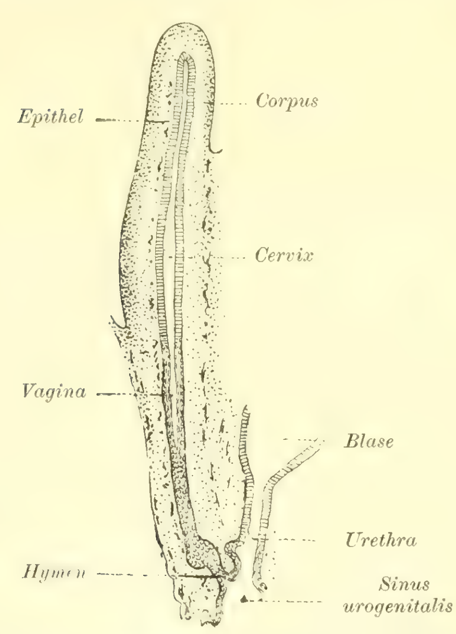


Fig. 466. Sagittalschnitt durch den Genitalstrang eines menschlichen ♀ Foetus von 10 cm Länge (nach Tourneux und Legay aus Kollmann 1898).

und dem Ende der vereinigten Genitalgänge ist auf dem abgebildeten Stadium zum Teil verschwunden. Ein lippenartiger Saum, die Grundlage des Hymen, umfaßt eine erst rundliche, später längsgeschlitzte Spalte (NAGEL 1891), in welcher sich das Epithel der Vagina und des Urogenitalsinus untrennbar berühren, so zwar, daß die Lippen des Hymen einerseits von jenem, andererseits von diesem Epithel bekleidet werden (KLEIN 1894).

Schon an der beigegebenen Zeichnung ist eine leichte ventralkonkave Krümmung des Genitaltraktus zu erkennen. Am intensivsten ist die Abknickung dicht über der Mündung, wo primär sowohl Urnierengänge wie MÜLLER'sche Gänge mit fast rechtwinkliger kaudal-konvexer Biegung dem Sinus urogenitalis zustreben (siehe Fig. 465 nach KEIBEL; BIERFREUND 1889; KLEIN 1894). Abgesehen

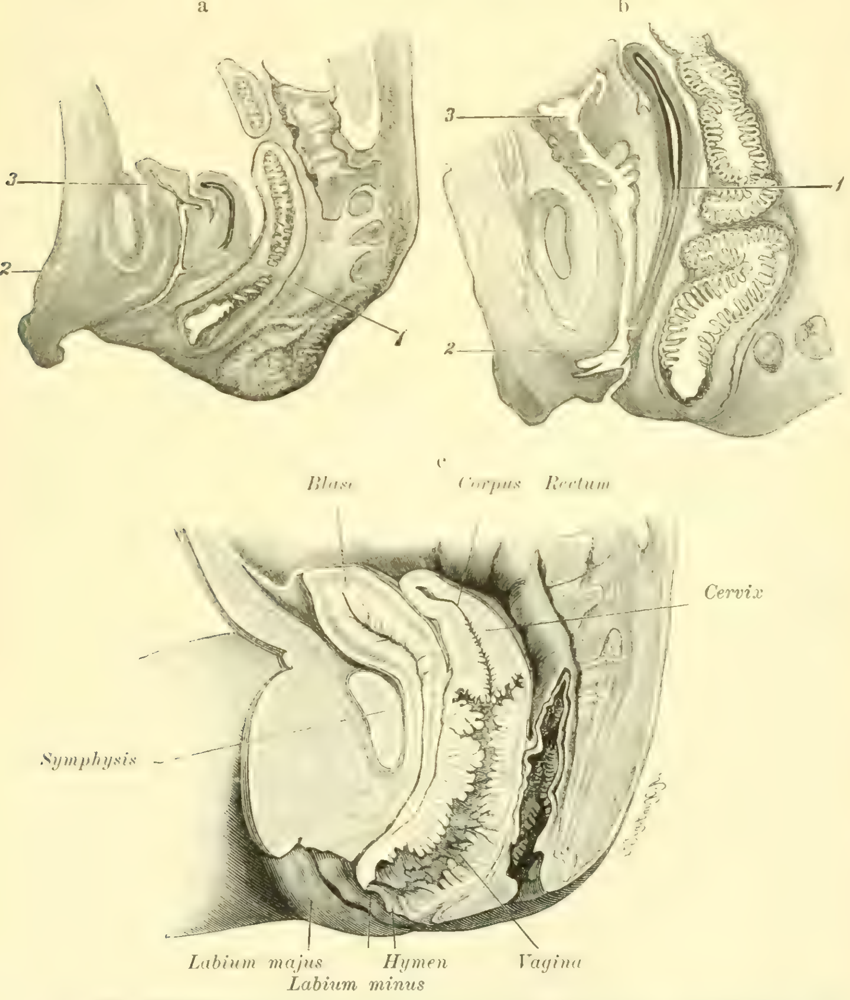


Fig. 467. Medianschnitt durch das Becken eines weiblichen menschlichen Embryo. a von 6 cm Rumpflänge, b von 10 cm Rumpflänge, c aus dem 7. Schwangerschaftsmonat (aus NAGEL, 1896). *1* Grenze zwischen Vagina und Uterus. *2* Sinus urogenitalis. *3* Blase.

von dieser Endknickung, zeigt der ganze Geschlechtsstrang mitsamt den uterinen Teilen der Tube eine mehr oder weniger stark ausgeprägte allgemeine Krümmung mit ventraler Konkavität (vgl. Fig. 467 a. b. c, ebenso Fig. 466), die in der zweiten Hälfte der Fötalperiode konstanter und ausgesprochener zu werden pflegt und als Norm das ganze Leben hindurch festgehalten wird (Langerhans 1878, Kölliker 1882, Tschaussow 1887, Nagel 1891/94, Bayer 1903). Die Stärke der Krümmung schwankt individuell, wohl entsprechend dem Füllungszustand der Nachbareingeweide. An dem besonders stark geknickten Genitaltraktus der Fig. 467a lassen sich nach Nagel zwei typische Biegungen erkennen: eine untere entsprechend dem Uebergang des geschichteten, kubischen Epithels der Vagina in das hohe mehrzeilige Cylinderepithel der Cervix, eine obere an der Stelle, wo das letztgenannte Epithel in das etwas niedrigere einschichtige Corpusepithel übergeht. Diese beiden Stellen entsprechen also dem späteren Orificium uteri externum und internum (vgl. Fig. 466, p. 776). Die terminale Biegung der Vagina der Figg. 465 u. 466 ist auch auf den Figg. 467a u. b dicht an der Mündung in den Sinus urogenitalis erkennbar, so daß dieselbe (entgegen Nagel) eine selbständige Knickung ist und bleibt.

Bei der weiteren Entwickelung des Epithelkanales ist vor allem bemerkenswert das intensive Wachstum des Scheidenabschnittes etwa von der Mitte des 4. Monats an, wie sich aus einer Gegenüberstellung der Figg. 467a, b und c ergiebt. Am Uterus ist der Wachstumsfortschritt des Cervixteiles in dieser Zeit relativ größer als derjenige des Corpus. Das Epithelwachstum von Vagina und Cervix macht sich auch darin geltend, daß an beiden leichte Schlängelungen und Ausbuchtungen auftreten (Franke 1902 [Cercocebus cynomolgus], Bayer 1903), als Folge einer die Umgebung übertreffenden Längsausdehnung des Epithelschlauches.

Gleichzeitig vollzieht sich in der Vagina eine Ordnung des Epithels derart, daß die wandständigen Zellen sich zu einer gleichmäßigen dichteren und dunkler färbbaren, niedrig-cylindrischen Lage aneinander reihen, während die central gelegenen ihre kubische bis platte Form und lockere Gruppierung beibehalten (Nagel 1891, menschliche Embryonen von 15—20 cm Rumpflänge). Bei Embryonen 20—22 cm Rumpflänge beginnt sich durch Detritus der centralen Zellen (Nagel), zum Teil unter Bildung von zwiebelartigen Epithelperlen (Geigel 1883, Hart 1901), ein rasch sich ausweitendes Lumen zu bilden. Schon vorher ist es, im kaudalen Abschnitt der Vagina beginnend, zum Einwachsen von zahlreichen Epithelzapfen in die Bindegewebshülle gekommen, so daß die Innenfläche der Scheide ein geripptes Aussehen erlangt, wie es sich später durch stärkere Ausbildung der Rugae mehr und mehr ausprägt.

Parallel mit der beschriebenen Ausgestaltung der Vagina vollzieht sich die scharfe Trennung des Uterus von der Scheide durch Anlage der Portio vaginalis mit den Scheidengewölben. Die Zeit für das erste Auftreten der Trennung schwankt in den Angaben der Autoren für den Menschen vom 3. bis zum 6. Fötalmonat.

So beobachteten die erste Anlage der Scheidengewölbe oder eine zapfenförmige Verdickung des vaginalen Uterusendes: Kussmaul (1859) am Ende des 3. Monats, Nagel (1891) mit 12 cm, Tourneux u. Legay (1884) mit 12,5 cm, Cadiat (1884) mit 13 cm, Mikalkovics (1885) mit 14 cm Embryonallänge; van Acheren (1889) in der zweiten Hälfte des 4. Monats, Dohrn (1875) in der 15.—16. Fötalwoche,

BAYER (1903) zu Beginn des 5. Fötalmonats bei einer Körperlänge von 16 cm, WERTH u. GRUSDEW (1898) ebenfalls im 5. Monat bei 23 cm größter Länge; ROESGER (1894) im 5. Monat, KÖLLIKER (1861 79) im 5.—6. Monat, GEIGEL (1883) erst im 6. Monat.

Diese Angaben zeigen, daß hierin, wie in anderen Entwickelungsvorgängen der Genitalorgane beim Menschen eine große Variabilität besteht (GEIGEL 1883, NAGEL 1891). Die gleiche individuelle Verschiedenheit zeigt sich auch in der formativen Ausbildung der Portio. Bald tritt am kranialen, relativ weiten Ende eine plötzliche Verdickung der Wand, manchmal zuerst der ventralen (DOHRN), manchmal der dorsalen (TOURNEUX u. LEGAY), manchmal in Ringform (KÖLLIKER, VAN ACHEREN), mit gleichzeitiger Verringerung des Lumens ein. In anderen Fällen senkt sich bei relativ engem Scheidengang dessen Epithel als solide Sichelfalte, sei es zuerst in die dorsale (NAGEL, BAYER) oder öfter in die ventrale (ROESGER) Bindegewebswand der Vagina ein; jedenfalls folgt die Anlage des gegenüberliegenden Scheidengewölbes der ersten Entstehung des andern unmittelbar nach. Auf diese Weise erhalten die beiden Muttermundlippen ihre Begrenzung (Fig. 468); und wenn mit der in der Regel etwas später auftretenden Aushöhlung der Scheide auch jene beiden Sichelfalten ein Lumen erhalten, so ist damit die Ausbildung der Fornix vaginae gegeben. Das Orificium externum selbst wird noch für kurze Zeit von dem mehrschichtig-kubischen Vaginalepithel verstopft gehalten. Der Uebergang in das Cylinderepithel der Cervix, früher ein allmählicher, tritt jetzt mit scharfer Grenze ein (NAGEL 1891); bis zu dieser Stelle erstreckt sich die Uterushöhle nach abwärts. Auch nachdem der äußere Muttermund durchgängig geworden, behält der zuvor mit Scheidenepithel ausgekleidete Abschnitt des Cervicalkanales das geschichtete Plattenepithel bei, das sich auch beim ausgewachsenen Uterus noch einige Millimeter über den Muttermund hinaus nach oben erstreckt.

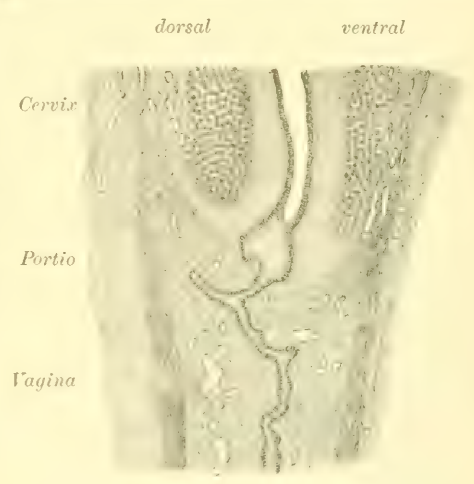


Fig. 468. Medianschnitt durch den mittleren Abschnitt des Genitalstranges eines menschlichen ♀ Foetus von 26 cm Länge: Portio vaginalis und Muskulatur (nach WERTH und GRUSDEW 1898).

In ähnlicher Weise, wie im übrigen Teil der Vagina die beschriebenen Epitheleinsenkungen zur Bildung der Rugae geführt haben, erhält auch die vaginale Fläche der Portio ein gerunzeltes Aussehen, das sie bis in die spätere Kindheit konserviert (Fig. 467 c).

Der Ort, wo sich die Portio vaginalis anlegt, ist nach NAGEL schon früh (bei Embryonen von $4^1/_2$ cm Rumpflänge) durch die kaudale der beiden p. 777 beschriebenen Knickungen im Verlauf des Genitalstranges gegeben (Fig. 467 a—c). TOURNEUX und LEGAY geben an, daß bei einem Embryo von 12,5 cm die ersten Spuren der Portio den Uterovaginalkanal in zwei gleichlange Hälften von je 6,5 mm Länge teilen.

In ähnlicher Weise wie beim Menschen, aber relativ noch später, vollzieht sich die Bildung von Scheidengewölbe und Portio nach H. J. FRANKE (1902) bei Affen (Cercocebus cynomolgus). Beim ausgetragenen Tier ist daselbst die dorsale Muttermundlippe und das entsprechende Scheidengewölbe eben angedeutet durch eine Epitheleinsenkung, ähnlich wie beim Menschen. Etwas später bildet sich in gleicher Weise die ventrale Lippe, die in der Folge schwach bleibt. Dicht oberhalb des Orificiums im Cervixkanal entsteht durch besondere Epitheleinsenkung vorn und hinten eine mächtige, drüsige Tasche. Das ursprünglich einfach-kubische Epithel der Scheide und der Portio wird allmählich bis hinauf zur genannten Drüsentasche mehrschichtig.

Bei den übrigen Säugetieren, ausgenommen die Primaten, fehlt nach SOBOTTA (1891) eine Portio vaginalis uteri und ebenso eine ausgesprochene Cervixbildung. Eine der Portio ähnliche Bildung beschreibt VAN DEN BROEK (1904) als Papilla uteri von Marsupialiern; doch bringt er über diese Entwickelung keine Angaben. Die Trennung von Uterus und Vagina durch Vertiefung des schon bestehenden Vaginallumens beschreibt KEMPE (1903) von Embryonen der weißen Ratte.

Ueber die abgeschlossene Entwickelung des weiblichen Genitalkanales bei den übrigen Säugern giebt die vergleichende Anatomie Aufschluß; embryologisch ist darüber wenig zu Tage gefördert worden. Wir sind berechtigt, prinzipiell einen ähnlichen Entwickelungsgang anzunehmen, wie er im Vorstehenden vom Menschen beschrieben wurde.

Was die Entwickelung der Vagina betrifft, nimmt RETTERER insofern einen abweichenden Standpunkt ein, als er (1891/92 u. 1903, Cavia) die Vagina als dorsalen Abschnitt des Sinus urogenitalis betrachtet, der von der kaudalen Abteilung der Urethra — ebenfalls einem Abkömmling des Sinus urogenitalis — durch ein von kranial nach kaudal vordringendes Septum getrennt wird, ähnlich wie dies bei Aufteilung des Cloake in Rectum und Sinus urogenitalis geschieht (siehe weiter unten).

TOURNEUX u. LEGAY (1884) glauben, ebenso wie BERRY HART (1899) und KEMPE (1903), eine Beteiligung der primären Harnleiter am Aufbau der Vagina annehmen zu müssen. Erstere behaupten mit KEMPE, daß die Urnierengänge in das kaudale Ende der Vagina münden, deren Wand mitbilden helfen; HART meint, daß das kaudale Drittel der Scheide nebst Hymen ein Produkt der verschmolzenen primären Harnleiter und des Sinus urogenitalis sei. Auf eine Erklärung dieser Angaben soll bei Darstellung der Urogenitalverbindung eingegangen werden; hier sei bemerkt, daß sich dieselben nach anderen Untersuchungen nicht bewahrheitet haben.

Ueber die eigenartige Entwickelung des weiblichen Genitalkanales der Beuteltiere besitzen wir neben einigen, mehr vergleichend-anatomischen Arbeiten (HOME 1795, OWEN 1834—52, POELMAN 1851, ALIX 1866—79) einige embryologische Notizen über das Urogenitalsystem von BRASS (1880), LISTER und FLETCHER (1881), FLETCHER (1881—83), TOURNEUX und LEGAY (1884), SELENKA (1892), BROOM (1898) und HILL (1900), neuerdings zusammengefaßt und vermehrt durch VAN DEN BROEK (1904).

Fig. 469 illustriert ein Stadium, das ungefähr unserem Ausgangsstadium vom Menschen (p. 774) entsprechen mag. Der prinzipielle Unterschied besteht, wie ersichtlich, darin, daß die Ureteren medial

von den Genitalsträngen zu ihrer Blasenmündung verlaufen. In den deutlich ausgeprägten, getrennten Geschlechtssträngen liegen die MÜLLER'schen Gänge medioventral von den primären Harnleitern. Im kranialen Abschnitt treten die ersteren, ventral kreuzend, lateral von letzteren, und kurz vor ihrer Mündung in den Sinus urogenitalis

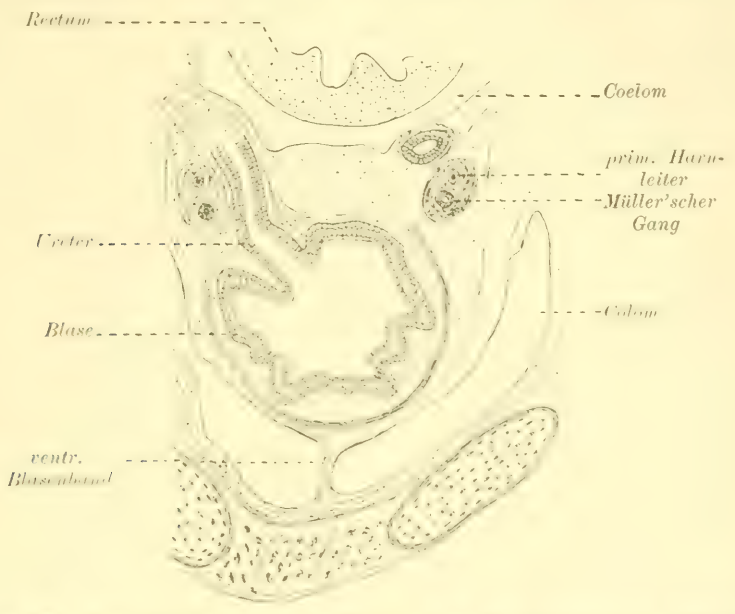


Fig. 469. Querschnitt durch das Becken eines Beuteltierembryo (Didelphys) in der Höhe der Uretermündung (nach TOURNEUX und LEGAY, 1884).

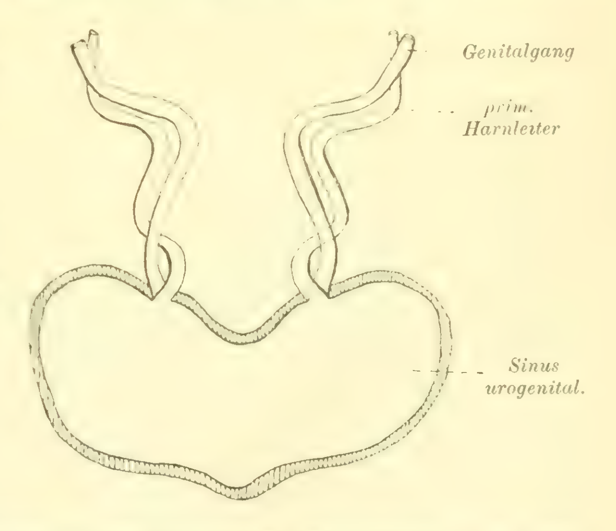


Fig. 470. Schema des Verlaufes von Urnierengang und MÜLLERschem Gang bei Phalangista vulpina (aus VAN DEN BROEK, 1905).

schlängeln sich letztere hinter den ersteren herum auf deren medial-kraniale Seite (Fig. 470 nach VAN DEN BROEK). In einem etwas späteren Stadium (Beuteljunges von Phalangista vulpina von 16,7 mm gr. L.) verschmelzen kranial von der Ureterenmündung die beiderseitigen Geschlechtsstränge in der Medianebene miteinander. An dieser Stelle, entsprechend der Grenze von Uterus und Vagina, vereinigen die MÜLLER'schen Gänge auch ihre Lumina, während kranial davon die Uteri mit den meist undeutlich abgesetzten Tuben und kaudal die

Scheiden getrennt bleiben. Von der Vereinigungsstelle aus wächst, aus paariger Anlage hervorgehend, ein median gelegener Sinus vaginae (van den Broek) oder Scheidenblindsack dorsal von der Harnblase gegen den Sinus urogenitalis. Dieser Scheidenblindsack zeigt seine ursprünglich paarige Anlage durch ein inneres Septum, das bei Didelphyiden, Dasyuriden, Phascolarctidae, Phalangeridae (mit wenigen Ausnahmen) während des ganzen Lebens bestehen bleibt, bei erwachsenen Macropodidae in der Regel durchbrochen wird. Bei den letzteren pflegt auch mit Eintritt von Gravidität und Geburt der Sinus vaginalis in offene Kommunikation mit dem Sinus urogenitalis zu treten. Ueber Topographie und Bau dieser Organe orientieren die in Fig. 471 a u. b beigegebenen Bilder von van den Broek.

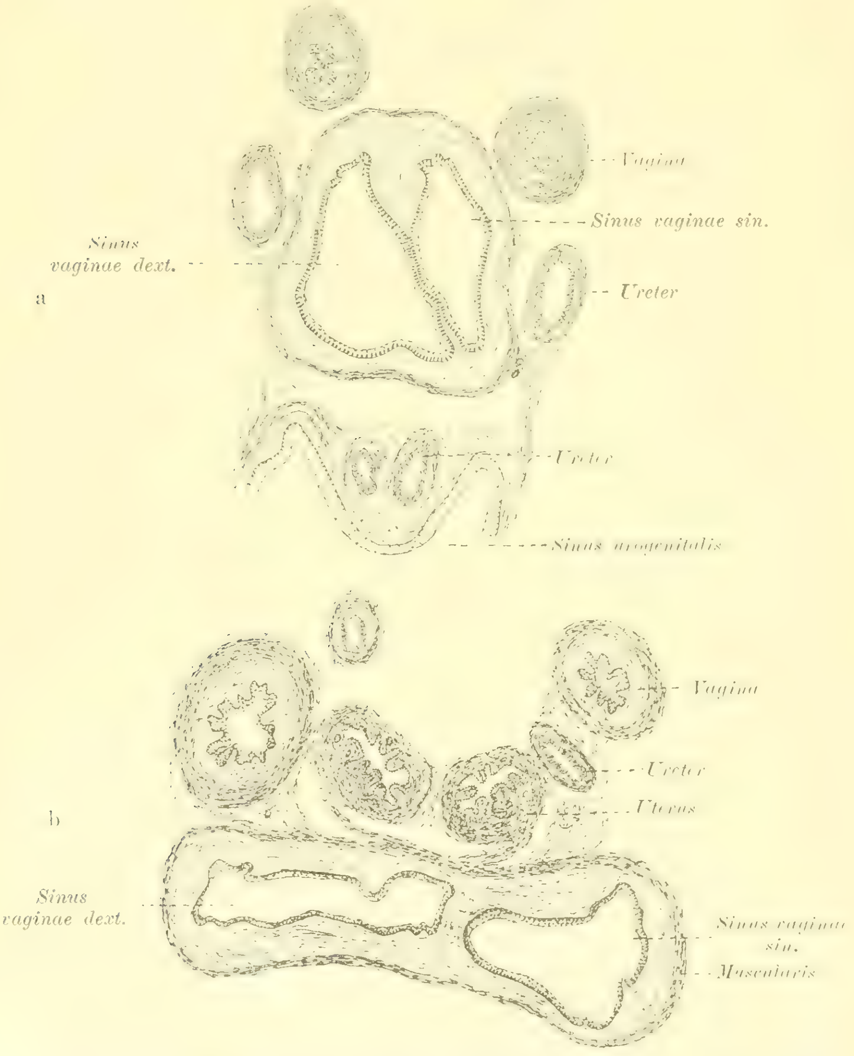


Fig. 471 a u. b. Querschnitte durch den Uterovaginaltraktus eines Beuteljungen der Gattung Halmaturus. a dicht kaudal von der Uretermündung, b dicht kranial davon (aus van den Broek, 1905).

Bei Monotremen (Echidna Keibel 1904) ist Entwickelung und Lage der Müller'schen Gänge ähnlich wie bei den höheren Säugern. Doch bleiben dieselben, wie in ihrem ganzen Verlauf so auch in ihren Mündungen in der Sinus urogenitalis, die medial und kranial von derjenigen der Urnierengänge liegen, zeitlebens getrennt. Eine Vagina bildet sich nicht und eine Gliederung in Tube und Uterus bleibt unscharf.

Kehren wir zum menschlichen Uterus zurück. Zur Zeit der Bildung der Portio schreitet auch am Cervixepithel das Wachstum fort. Dessen hohes mehrreihiges Cylinderepithel bildet, ähnlich aber schwächer wie in der Vagina, Buchten und Leisten, die nach Tourneux u. Legay (1884), Friedländer (1898) und Bayer (1903) die ersten Andeutungen von Querfalten der Plicae palmatae, nach Nagel (1891) die Anlagen der Cervicaldrüsen darstellen. Diese Epithelbuchten und Leisten sind beim 12,5 cm langen Embryo von Tourneux u. Legay eben angedeutet; sie erstrecken sich bei einem Embryo von 16 cm der gleichen Autoren über einen 5 mm langen Abschnitt der Cervix, indessen ein in der Portio gelegenes Endstück derselben von 1,3 mm Länge glatte Oberfläche zeigt. Ebenfalls glatt ist das 4,2 mm lange, dem Corpus uteri zuzuzählende Stück des Uteruskanales. So wird bei gleichzeitiger Erweiterung des Lumens die Epithelauskleidung der Cervix erheblich dicker als dies beim Corpus der Fall ist. Indem auch das Längenwachstum des Gebärmutterhalses beginnt, dasjenige des Körpers merklich zu überflügeln, erhalten wir von der Mitte der Fötalzeit an ein Bild, wie es Fig. 467c aus dem 7. Monat darstellt. Das Orificium internum ist ausgezeichnet durch die von früher her bekannte Knickung des Genitalstranges sowie durch das Aufhören der die Cervix erfüllenden Epithelfalten.

Schleimhautfalten fehlen nun allerdings auch im Corpus uteri nicht vollständig. Außer leichten Epithelwellen, die sich bei Embryonen von 15—22 cm Rumpflänge finden (Nagel 1889), lassen sich nach Friedländer (1898) je eine ventrale und dorsale primäre Längsleiste erkennen als Rest der Verschmelzungslinie der beiden Müller'schen Gänge. Die Leisten entwickeln sich im Cervix kräftig als Längsleisten der Plicae palmatae, an welche sich, wie oben beschrieben, quere, später infolge Wachstumsverschiebung schräg gestellte Fältchen angliedern. Doch auch im Corpus bleiben die genannten Längsleisten noch im kindlichen Uterus erkennbar. Dazu gesellen sich in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft einzelne grobe, flache Schrägfalten, die von Bayer als Uebergreifen des Arbor vitae, von Friedländer aber als Ausstrahlen der Falten von den Tuben her gegen den inneren Muttermund gedeutet werden. Jedenfalls fehlt den Faltenbildungen des Uteruskörpers die Konstanz und typische Modellierung der Plicae palmatae, und mit dem stärkeren Wachstum, welchem das Corpus vor Eintritt der Pubertät unterliegt, glättet sich dessen Innenfläche. Die Leisten des Cervix, speciell die längsgerichteten, pflegen schon in früher Kindheit am inneren Muttermund scharf mit leichter Verdickung zu endigen und sind daher für die oft pathologische Enge dieses Ostiums verantwortlich zu machen (Friedländer 1898).

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft entwickeln sich im Cervix aus Epithelzapfen verzweigte Schleimdrüsen, die mit dem Wachstum des Organes an Zahl und Größe zunehmen. Da die Zeitangaben über die erste Entstehung der Drüsen schwanken, dürfen

wir auch hier individuelle Differenzen in der Entwickelung annehmen. ROESGER giebt als frühesten Termin eine Embryolänge von 11 cm, NAGEL eine solche unter 16 cm, TOURNEUX u. LEGAY $17\frac{1}{2}$ cm an; nach BAYER beginnt die Drüsenentwickelung im Cervix mit dem 7. Monat. Die Drüsenmündungen liegen in den Faltenthälern.

Erheblich später treten die einfach-tubulösen Drüsen des Corpus und die wenigen verzweigten Drüsen im Fundus uteri (MÖRIKE 1881) auf. Sie pflegen bis zur Geburt zu fehlen (DE SINÉTY 1875, TOURNEUX und LEGAY 1884), und erst kurz nachher (CADIAT 1884) oder im Verlauf der ersten 5 Lebensjahre (MÖRIKE 1881, WYDER 1878, FRIEDLÄNDER 1898, BAYER 1903) läßt sich ihre Entwickelung erkennen. Volle Ausbildung erlangen sie erst zur Pubertätszeit.

Das Epithel der Cervix beginnt kurz vor der Geburt wie später Becherzellen zu bilden (DE SINÉTY, MÖRIKE), die im Corpus fehlen. Dem inneren Oberflächenepithel des fötalen und kindlichen Uterus fehlen die Flimmern vollständig (DE SINÉTY, MÖRIKE, TOURNEUX und LEGAY).

Das Epithel der Tube, ein Cylinderepithel von etwas niedrigerer Form als im Corpus uteri (WERTH und GRUSDEW), trägt schon vor der Geburt (DE SINÉTY, POPOFF 1893: im 9. Monat) deutliche Wimpern. Drüsen kommen nicht zur Entwickelung. Indessen ist die innere Faltenbildung in der Tube eine recht ansehnliche. Bei einer Embryonallänge von 8—10 cm findet WENDELER (1895) 4 primäre Längsfalten, deren Zahl sich nach POPOFF (1893) bis zum Abschluß des 4. Monats auf 6 steigern kann. Auf diesen primären Falten erheben sich sekundäre in größerer Zahl und Ausdehnung vom 7. Fötalmonat an. Dieselben entwickeln sich früher und kräftiger im abdominalen Drittel der Tube und verkümmern im uterinen Drittel.

Zur Illustration der Verhältnisse des Lumens und des Epithels im Uterovaginalkanal eines Embryo vom 4. Monat mögen die Figuren 472—474 dienen. Die Vagina von Fig. 474 zeigt ein queres

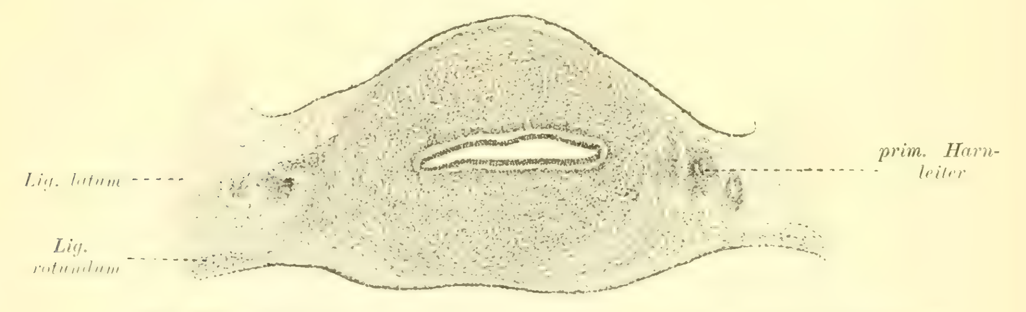


Fig. 472. Querschnitt durch das Corpus uteri eines menschlichen Embryo von 4 Monaten (Präparat von Dr. H. MEYER-Rüegg).

Lumen, das an dieser Stelle noch größtenteils vom Epithel verklebt wird. Dieses letztere zeigt schon das charakteristische Aussehen des geschichteten Plattenepithels. Ausbuchtungen desselben sind hier noch nicht erkennbar, wie am entsprechenden Präparat auch die Abgrenzung der Portio fehlte. In Fig. 473 präsentiert sich die Cervix uteri mit schmälerem, S-förmigem Lumen und mehrreihigem Cylinderepithel. Die dorsale und ventrale Leiste mögen den Stämmen der Lebensbäume

(TOURNEUX und LEGAY. WERTH und GRUSDEW) und damit den primären Längsleisten FRIEDLÄNDER's entsprechen. Zwischen den Figg. 474 und 473 liegt eine Stelle mit engem, rundem Lumen

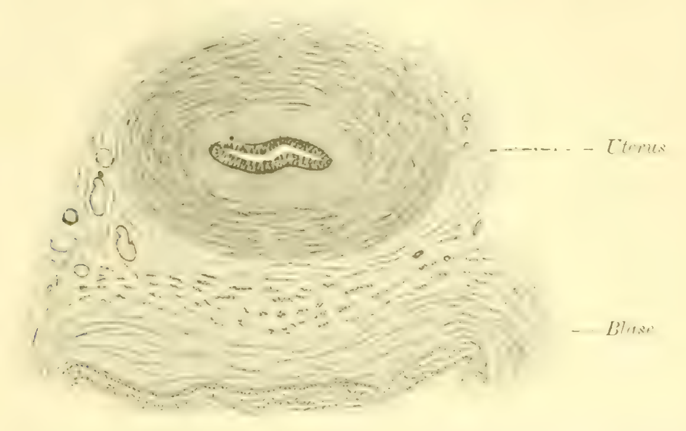


Fig. 473. Querschnitt durch die Cervix uteri des Embryo von Fig. 472.

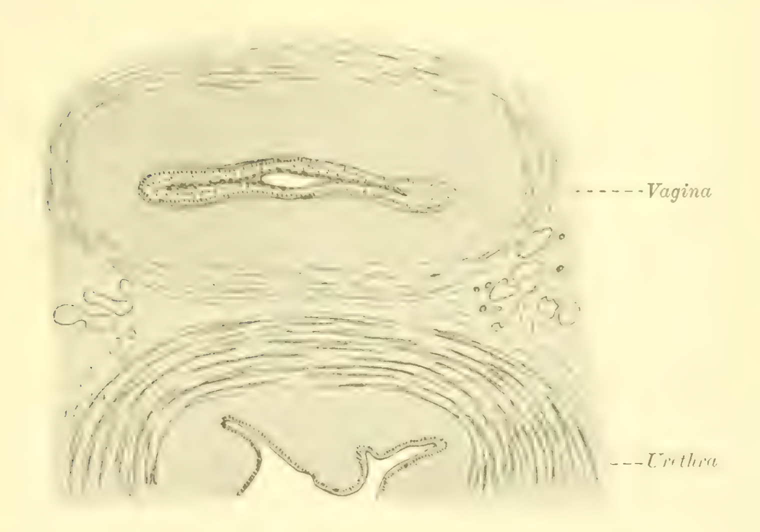


Fig. 474. Querschnitt durch die Vagina des Embryo von Fig. 472.

(TOURNEUX und LEGAY). Das Corpus uteri besitzt nach Fig. 472 ein ziemlich weites querovales Lumen mit einschichtigem, glattem Cylinderepithel.

2. Wandung.

Der mesenchymatischen Wand des Genitalstranges und der Tubenfalten verdanken das Bindegewebe und die Muskulatur des Genitalkanals ihre Entstehung. Das Grundgewebe hiervon leitet sich ab von dem subcölomatischen Mesenchym, das, dem Verlauf des primären Harnleiters folgend, die Urogenitalfalten und den Geschlechtstrang bilden hilft. Mit dem Eindringen der MÜLLER'schen Gänge in diese

Gebilde nimmt deren lockeres, aus polygonalen verästelten Zellen bestehendes Mesenchymgewebe eine dichtere Struktur an als seine Umgebung und läßt die Tendenz einer konzentrischen Anordnung um die centralen Epithelgänge erkennen. Bei einem menschlichen Embryo von 29 mm größter Länge läßt sich nach ROESGER (1894), im Genitalstrang deutlicher als in den Tubenfalten, eine Sonderung der Mesenchymwand in zwei Schichten erkennen, deren innere dichter, zellreicher, deren äußere lockerer mit größern kurzspindeligen Zellen und vereinzelten zarten Fasern ausgestattet ist.

Relativ einfach ist die weitere Ausbildung der Tubenwand: die innere Schicht wird durch allmähliche Umwandlung in fibrilläres Bindegewebe zur Tunica propria, die zusammen mit dem Epithel die Grundlage der inneren Längsfalten abgiebt. In der äußeren Schicht treten — nicht vor dem 4. Fötalmonat (FROMMEL 1886) -- glatte Muskelzellen auf, die vom 5. Embryonalmonat an eine kompakte Ringmuskulatur bilden (POPOFF 1893, WENDELER 1895, WERTH und GRUSDEW 1898). Außen an der Ringschicht bildet sich bald darauf (POPOFF; nach SOBOTTA 1891 erst nach der Geburt) aus einzelnen Zügen mit der Zeit eine Lage von Längsmuskulatur. Zwischen dieser und der Serosa bleibt eine subseröse Schicht fibrillären Bindegewebes bestehen (WENDELER), in der sich keine Muskulatur entwickelt (SOBOTTA). Im 6. Fötalmonat zeigen sich hauptsächlich in den Tubenleisten Längszüge glatter Muskeln (WERTH und GRUSDEW), die man als Muscularis mucosae bezeichnen mag. Bei Einleitung der Pubertät nimmt mit allgemeinem Wachstum der Tube deren Muskulatur speciell im uterinen Abschnitt erheblich zu, womit die Bildung der Tubenwandung ihren Abschluß findet.

Wesentlich komplizierter ist die kräftige Wand des menschlichen Uterus zusammengesetzt. Es ist auffallend, wie spät sich dabei die Muskulatur anlegt; vor dem 4. Fötalmonat sind Andeutungen von Muskeln nicht aufgefunden worden, während zu gleicher Zeit Darm und Blase schon ihre kräftige funktionierende Muskulatur besitzen.

Die oben erwähnte konzentrische Ordnung in der äußeren Wandschicht des Uterus prägt sich von der Mitte des 4. Monats an (Embryo von 12—14 cm, ROESGER) deutlicher aus infolge von Entwickelung von Ringfasern und Spindelzellen, zwischen welchen meist cirkulär verlaufende Gefäße, noch ohne Tunica muscularis liegen; nur in der Gegend der späteren Portio ist die Gefäßanordnung radiär auf diese gerichtet. Die Außenschicht wächst rascher als die innere, speciell am Cervixteil (Fig. 473). Bei Embryonen von 12—14 cm gr. L. (ROESGER 1894) zeigen sich in der Außenschicht des Uterus Gruppen von spindelförmigen glatten Muskelzellen, die im Anschluß an die Gefäße entsprechend der allgemeinen Anordnung der Bauelemente hauptsächlich cirkulär verlaufen. Im Gegensatz zu ROESGER, der die Verlaufsrichtung der Gefäße und ihre Verzweigungen verantwortlich macht für die Anordnung der Muskeln, setzen G. v. HOFFMANN (1876), SOBOTTA (1891) und WERTH und GRUSDEW (1898) diese Ringmuskulatur des Uterus in Parallele zur entsprechenden Tubenmuskulatur. Dieselbe setzt sich unmittelbar vermittelst der Uterushörner auf den Fundus fort, wo durch Zusammentreffen der beiderseitigen Züge eine Ueberkreuzung eintritt, der sich weiter die Ringfasern von Corpus und Cervix anschließen (WERTH und GRUSDEW). Die Gefäße üben nur insofern einen Einfluß auf

die Faserrichtung aus, als sie, je zahlreicher sie werden, um so mehr die Muskelzüge durchbrechen und ablenken.

An der Vagina hat sich gleichzeitig, durch eine breite Bindegewebsschicht vom Epithel getrennt, eine kräftige Lage von Längsmuskeln ausgebildet. Dieselbe setzt sich fort außen auf die Ringmuskulatur der Cervix und strahlt mit einzelnen Zügen in die Lippen der Portio vaginalis aus (WERTH und GRUSDEW). So entsteht zur Zeit der Trennung von Scheide und Gebärmutter (Embryo von 26 cm gr. L.) an der Uebergangsstelle ein Muskelbild, wie es Fig. 468 p. 779 darstellt.

Mit fortschreitendem Wachstum (Embryo von 31 cm gr. L., mit einer Uteruslänge von 12 mm, nach WERTH und GRUSDEW) wird die Scheidenmuskulatur vervollständigt durch Ringbündel, welche sich mit den Längsfasern durchflechten und nur an ihrer äußern und innern Oberfläche Züge der letzteren frei lassen; ein besonders kräftiger Muskelzug umgiebt die Scheidengewölbe. Die Scheidenmuskulatur bleibt bis in die ersten Lebensjahre hinein an Stärke hinter der Uterusmuskulatur kaum zurück.

Von der Portio an mischen sich, von der Scheidenkuppe her einstrahlend, Längsmuskelzüge in aufsteigender und radiärer Richtung mit der Ringmuskulatur der Cervix. Zu einem Rest oberflächlicher Längsmuskeln kommen submuköse Muskelbündel hinzu, hauptsächlich entsprechend den Längsfalten der Cervixschleimhaut, so daß sich das Bild der Cervixmuskulatur ungemein kompliziert. In dieser Zeit erreicht die Muskulatur des Gebärmutterhalses eine erheblich stärkere Ausbildung als die (einfachere) Muskulatur des Gebärmutterkörpers, eine Ueberlegenheit, welche ihr auch während des ersten Decenniums der Kindheit bleibt.

Vom 7. Fötalmonat an finden WERTH und GRUSDEW auch im Corpus uteri Längsmuskeln, indessen die Ringmuskulatur durch Dickenzunahme der primären Bündel und Anlagerung neuer stetig wächst. Ein Stratum longitudinale submucosum, entsprechend der submukösen Längsmuskulatur der Tuben, fügt seine durchflochtenen Züge der innern Oberfläche der Ringmuskulatur untrennbar an. Zwischen den Bündeln der letzteren treten Längsmuskelfasern auf, welche, durchflochten mit Ringfasern, während der letzten 2 Fötalmonate die ursprünglich an der Peripherie der Muscularis gelegene Gefäßschicht durchwachsen und der Muskelschicht einverleiben. In dieser Muskelmasse geht auch die Muskulatur der Urnierengänge auf (KÖLLIKER 1861, WERTH und GRUSDEW 1898).

Zu dieser Muscularis uteri im engeren Sinne, welche der Außenschicht der Mesenchymhülle des Geschlechtsstranges entstammt, gesellt sich am Corpus gegen Schluß der Fötalperiode eine adventitielle Muskulatur auf Kosten des subserösen Gewebes. Das letztere ist in Fig. 472 als schmaler, lockerer Saum erkennbar, der als Unterlage des Cölomepithels vom Ligamentum latum her auf den Uteruskörper übergeht und außerhalb der Hauptverbreitungszone der Gefäßstämme liegt. In dieses Stratum subserosum strahlt jederseits ein das uterine Ende des Ligamentum rotundum, das im 7.—8. Monat (WERTH und GRUSDEW) Muskulatur erhält, das Ligamentum ovarii, und im Cervixteil der Strang der Plica rectouterina; die Muskulatur der beiden letztern Bänder ist zur Zeit der Geburt spärlich oder nicht entwickelt.

Blumberg und Heyman (1892) wollen im 3. Monat schon glatte Muskeln im Ligamentum rotundum gefunden haben.

Abgesehen von diesen Bändern treten vom 7.—8. Monat an in der lockeren Subserosa sowohl des Uteruskörpers wie der Ligamenta lata vereinzelte Muskelbänder auf. In der Umgebung des Isthmus tubae und ganz besonders am Corpus uteri bilden diese Bänder durch Zusammenfließen allmählich bis zur Zeit der Geburt eine kompakte Lage vorzugsweise längs verlaufender Muskulatur, das Stratum musculare subserosum Kreitzer's (1871/72). Unter diesen Längsmuskelzügen der Subserosa zeichnet sich durch besondere Stärke einer aus, der als Kamm über die dorsale Fläche des Corpus heraufzieht und sich über den Fundus auf die ventrale Seite begiebt. Seine kräftige Entwickelung am Fundus hilft die frühere Einsattelung desselben ausfüllen und an deren Stelle die konvexe Rundung des fertigen Uterus modellieren (Werth und Grusdew).

Die höchste Vollendung erreicht bekanntlich die Uterusmuskulatur erst zur Zeit der Pubertät, speciell mit eingetretener Gravidität; doch werden dann infolge des reichlichen Auftreten großer Gefäße sowie der Durchflechtung der Muskelbündel die Verhältnisse so unübersichtlich, daß es schwer fällt, eine charakteristische Schichtung wiederzuerkennen (vgl. darüber G. v. Hoffmann 1876, Bayer 1885 und 1902, Roesger 1894, Werth und Grusdew 1898).

Die oben hauptsächlich nach Werth und Grusdew citierten Daten über die Uterusmuskulatur aus der menschlichen Ontogenie decken sich im wesentlichen mit den von Sobotta (1891) gemachten Angaben auf vergleichend-anatomisch-embryologischer Basis. Den einfachsten Bau zeigt danach der Uterus bipartitus der Nager, dessen beide Hälften je eine Ringmuskulatur und eine der Serosa entstammende und mit dieser auf den Uterus übergehende äußere Längsmuskulatur, entsprechend den beiden genetisch verschiedenen Muskelschichten des Menschen, zeigen. Aehnlich verhält sich die Muskulatur bei den zweihörnigen Uteri der Ungulaten und Carnivoren. Das Dickenverhältnis der beiden Muskellagen wechselt bei Tieren: die Längsmuskulatur ist der Ringschicht annähernd gleich bei Nagern, Raubtieren, Schweinen; die Ringmuskulatur übertrifft erstere bei Wiederkäuern. Durch eine lockere gefäßreiche Subserosa werden bei allen Formen von Uterus bipartitus und bicornis die beiden Muskelschichten getrennt. Indem bei Fledermäusen und Halbaffen diese Bindegewebsschicht schwächer wird, leitet sich der bei Primaten bestehende Zustand einer mehr oder weniger vollständigen Verschmelzung beider Muskellagen ein. Die Muskulatur des Affenuterus nähert sich im wesentlichen den oben beschriebenen menschlichen Verhältnissen, ohne in allen Punkten deren Kompliziertheit zu erreichen. Das Ringmuskelgeflecht überwiegt die anderen Muskelschichten, von welchen bei Nichtanthropoiden die subseröse Längsschicht typisch ausgebildet ist; bei Anthropoiden kann letztere fehlen.

Zwischen der Muskulatur und dem Innenepithel liegt beim menschlichen Uterus die breite Bindegewebsschicht der Schleimhaut, bestimmt zur Aufnahme der Drüsen und Schleimhautgefäße. Sie geht hervor aus der beim menschlichen Embryo von 29 mm gr. L. (Roesger 1894) schon erkennbaren zellreichen Innenschicht, in welcher sich schon vor Auftreten der Muskulatur feine

radiäre Faserzüge zeigen (NAGEL 1891). Dieses Stratum proprium mucosae wächst langsamer als die Muskelschicht und erleidet strukturell nur geringe Veränderungen. Während darin zeitlebens ein großer Reichtum an relativ kleinen, rundlichen Zellen besteht, lassen sich mit Auftreten des interstitiellen Fasergewebes (ca. 4. Monat nach WERTH und GRUSDEW) unterscheiden: eine feine Membrana propria mit wenigen flachen Zellen; eine dünne innere und äußere Faserschicht mit dichtem, und eine breite Zwischenschicht mit weitmaschigem Fibrillengeflecht.

An Säugetieruteri findet SOBOTTA (1891) die beschriebene Schleimhautschicht bis zu den niederen Affen hinauf im Verhältnis zur Muskulatur sehr dick. Sie nimmt bei Nagern über die Hälfte, bei Affen $^1/_3$ bis $^2/_3$ der Dicke der Uteruswand ein. An Huftieren, Raubtieren, Nagern, Insektenfressern und Affen unterscheidet ELLENBERGER (1879) eine ähnliche Schichtenfolge der Mucosa, wie oben beschrieben, nämlich außer dem Epithel ein Stratum cellulare subepitheliale, ein Str. reticulare und ein Str. fibrillare. Wenn er mit WILLIAMS (1876) eine innerste Muskelschicht zur Schleimhaut rechnet und außen davon ein Stratum vasculare innerhalb der eigentlichen Muscularis unterscheidet, so leiteten ihn dabei wohl mehr theoretische Erwägungen als reelle Beobachtungen; die diesbezüglichen Angaben haben wenigstens weder eine ontogenetische noch eine phylogenetische Bestätigung gefunden (SOBOTTA 1891).

3. Serosa.

Das Verhalten der Serosa ist nach Besprechung der davon abzuleitenden Muskulatur mit wenigen Worten erledigt. Sie bildet an der Plica urogenitalis einen Ueberzug der Tuben, der dieselben zu $^3/_4$ ihres Umfanges umgiebt. Dieser anfangs lockere Peritonealüberzug haftet mit stärkerer Entwickelung der Tubenmuskulatur (ca. 7. Monat) fester auf. Bei manchen Tieren (Katze, COERT 1898) bildet das Cölomepithel an der freien Kante der Mesosalpinx nach der Geburt eine erhöhte Leiste, die für die Bildung der Bursa ovarii (siehe unten) von Bedeutung wird (vergl. Fig. 448 p. 726).

Auf dem Genitalstrang bildet die Serosa eine dorsale und eine ventrale Bekleidung, die, erst lose aufliegend, nach Ausbildung der subserösen Muskulatur sich fest mit dem Uteruskörper verbindet. Daß jederjeits lateral vom Uteruskörper die Basis der Urogenitalfalten denselben mit der seitlichen Beckenwand verbindet und so das Ligamentum latum bildet, ist bekannt. Von den Peritonealtaschen zwischen dem Uterus und der Blase einerseits, dem Rectum andererseits ist die dorsal gelegene Excavatio rectouterina frühfötal relativ beträchtlich tiefer als später. Sie reicht bei einem Embryo von 29 mm St.-Sch.-L. (KEIBEL 1896; siehe Fig. 271 p. 440) weiter kaudal als die Mündungsstelle der MÜLLER'schen Gänge in den Sinus urogenitalis, indessen die Excavatio vesicouterina seicht ist. Bei einem Foetus von 16 cm Länge mit einer Uteruslänge von 11 mm ist nach TOURNEUX und LEGAY die dorsale Tasche 15 mm tief, die ventrale 3,5 mm und endigt oberhalb des inneren Muttermundes. Im Verhältnis zu diesem erreicht die ventrale Umschlagstelle gewöhnlich schon in der ersten Schwangerschaftshälfte die spätere annähernd stabile Lage, während die dorsal gelegene DOUGLAS'sche Tasche oft noch nach der Geburt relativ weit auf die Scheide hin-

unterreicht. Die als normal angesehene, bis auf das hintere Scheidengewölbe reichende Tiefe erhält die Excavatio rectouterina erst zur Pubertätszeit durch Abflachung (SYMINGTON 1887, ZUCKERKANDL 1891).

Bei anderen Säugetieren pflegt das Peritoneum mindestens den ganzen Uterus und meist noch ein Stück der Scheide ventral und dorsal zu bekleiden. So ist noch bei nicht-anthropoiden Affen, wohl dank der gestreckten Form, der Uterushals auch auf seiner Vorderseite vollständig von Peritoneum überzogen (SOBOTTA 1891).

Was die Gefäßentwickelung des weiblichen Genitalkanales anbetrifft, so sehe ich für die Frühstadien mich auf wenige Angaben vom Menschen beschränkt. ROESGER (1894) findet bei einem Embryo von 7 cm gr. L., daß den Uteringefäßen eine Media und Adventitia vollständig fehle, während im Ligamentum latum die Art. uterina zur selben Zeit diese Schichten schon besitzt; ihre Muskelhaut erhalten die Gefäße der Uteruswand erst im 6. Monat. Was den Verzweigungsmodus der Gefäße anbelangt, so teilt sich die Arteria uterina im 3. Monat weit entfernt vom Ligamentum latum (G. v. HOFMANN 1876). Die Hauptstämme treten zwischen Serosa und Außenschicht der Uteruswand und verästeln sich in dieser vorwiegend cirkulär (ROESGER). Von diesem Gefäßgeflecht der späteren Muskelschicht dringen schon vor Auftreten der Muskulatur Radiärgefäße in die innere Wandschicht des Uterus bis an dessen Epithel vor (WERTH u. GRUSDEW).

Ueber die Nervenentwickelung liegt eine früheste Beobachtung von NAGEL (1891) vor, der bei einem menschlichen Embryo von 8 cm Rumpflänge einen starken Nervenstamm in der Wand des späteren Uterus entdeckte, mit Verzweigungen an dessen dorsale und ventrale Wand.

Es erübrigt noch, über Lage, Form und Größe des weiblichen Genitaltraktus einige Bemerkungen beizufügen unter specieller Berücksichtigung menschlicher Verhältnisse.

Schon bei Vereinigung der Urogenitalfalten trifft es sich öfter, daß die eine der beiden mehr ventral gelagert ist als die andere, wodurch der Genitalstrang statt einer transversalen eine schiefe Stellung erhält. Nach DOHRN (1869/70) pflegt die linke Kante des Uterus weiter nach vorn zu liegen, verdrängt durch die Lage des Rectums; BAYER (1903) kann dies formell bestätigen (vergl. auch Fig. 480 C u. D, p. 802, nach KEIBEL 1896), indessen ROESGER (1894) gelegentlich auch den rechten Genitalgang weiter ventral gelagert findet und einen Einfluß des Rectums hierauf bestreitet.

Ist eine Urogenitalfalte höher als die andere, so kommt es zur primären lateralen Verschiebung des Uteruskörpers nach der Seite des kürzeren Ligamentum latum; doch mögen an dieser häufigen Lageasymmetrie des Uterus (DOHRN 1870, LANGERHANS 1878, HIS 1881, TOURNEUX und LEGAY 1884) häufiger als die genannte primäre Ursache spätere accidentelle Momente die Schuld tragen.

Bekannt ist, daß bei der gestreckten Form des Uterovaginalkanales im Zusammenhang mit der Enge des fötalen und kindlichen Beckens der Fundus uteri relativ weit höher steht als beim geschlechtsreifen Weib. Doch sinkt, wie BAYER (1903) berichtet, vorübergehend kurz nach der Geburt der Uterus infolge „postfötaler Involution" (siehe unten) bis in die Höhe einer Transversalebene zwischen den Spinae ischiadicae herab, so daß die in scharfem Winkel ansetzende

Vagina einen fast horizontalen Verlauf erhält. Im allgemeinen beträgt indessen der Knickungswinkel des leicht anteflektierten fötalen und infantilen Uterus mit der Horizontalebene ca. 170° (KÖLLIKER 1882); doch ist auch fötale Retroflexion des Uterus u. A. von C. RUGE (1878), KÖLLIKER (1882), TSCHAUSSOW (1887) beobachtet worden.

Die Ausgestaltung der Form von Vagina und Uterus ist oben genügend berücksichtigt worden. An den Tuben führt relativ rasches Längenwachstum in Verbindung mit den Lageveränderungen beim Descensus zu Biegungen, nach POPOFF (1893) einfache Schlängelung, nach FREUND (1888), BLUMREICH (1895) und BAYER (1885, 1903) spiralige Drehung. Die ausführlichen Untersuchungen von BLUMREICH zeigen, daß vom 4. Monat des Fötallebens an, beginnend am uterinen Teil und fortschreitend zum Fimbrienende, flache Schlangenwindungen auftreten, die mit der 32. Woche (FREUND) in der Zahl von $6^1/_2$—$7^1/_2$ ihre stärkste Ausbildung erreichen. Vom 6. Monat an entwickeln sich die 4—6 medialen Windungen zu korkzieherartigen Spiralen. Schon zur Zeit der Geburt sind die Windungen nach Zahl und Exkursionsbreite reduziert, und zur Zeit der Pubertät erhält sich nur noch die am meisten lateral gelegene. Von diesen Windungen ist die zuerst auftretende Halbspirale als primär aufzufassen, verursacht durch den Verlauf der Urogenitalfalten (NAGEL 1894; BLUMREICH), die übrigen sekundär, daher variabel. Die individuell wechselnden Längendifferenzen zwischen rechter und linker Tube veranlassen im Verein mit excentrischer Lage des Uterus auch beträchtliche Unterschiede im Windungstypus auf beiden Seiten (HIS 1881, FREUND 1888, BALLANTYNE 1891, POPOFF 1893, BLUMREICH 1895).

Das Ostium abdominale tubae leitet sich nach den neuern Untersuchungen (siehe p. 766) vom primären Cölomtrichter des MÜLLERschen Ganges ab.

Doch finden von jüngeren Autoren AMANN (1892, Mensch) und COERT (1892, Katze) in früher Embryonalzeit einen Verschluß des Tubentrichters, so daß nach ihnen die Möglichkeit eines sekundären Durchbruchs der Ostiums besteht. Auch ein von RICHARD (1851) beobachteter Fall von accessorischer Tubenöffnung in der Mitte der Tubenlänge spricht für eine solche Möglichkeit. Doch ist auch ein relatives Herabrücken eines accessorischen primären Ostiums für den letzteren Fall in Betracht zu ziehen.

In der Umgebung des erweiterten Tubentrichters sind bei menschlichen Embryonen vom 4. Monat (WENDELER 1895: 13 cm gr. L.) die primären Fimbrien in Form stumpfer, den primären Schleimhautfalten entsprechender Lappen sichtbar. BALLANTYNE unterscheidet 3—5 primäre Fimbrien. Durch weitere Gliederung in sekundäre Fransen und Einwachsen von Längsmuskulatur in dieselben erhält die Bauchöffnung des Eileiters ihre Vollendung. Vom Ovarium zum Eileiterende erstreckt sich eine Peritonealfalte: kraniales (oberes, KÖLLIKER 1861, KLAATSCH 1890) Keimdrüsenband, als freier Rand des Mesovariums (BONNET 1891) (resp. Mesorchiums, KLAATSCH), von v. MIHALCOVICS (1885) als Fortsetzung der Keimleiste, von WENDELER als Teil des Zwerchfell-Urnierenbandes gedeutet. Auf dieser Peritonealleiste behält das Cölomepithel die ursprüngliche höhere Form zeitlebens bei (BAYER 1903): sie wird durch Uebergreifen der Wandschichten der Tube und Verbreiterung mit Rinnenbildung und endlicher Ausbildung von Flimmerepithel zur Fimbria ovarica (WENDELER 1895: menschlicher Embryo; COERT 1898: neugeborene Katze).

Dieselbe ist entsprechend ihrer Genese nicht wie die übrigen Fimbrien frei, sondern am Ligamentum latum festgeheftet.

Ueber die Größenverhältnisse des Uterus möge folgende aus BAYER (1903) und FRIEDLÄNDER (1898) kombinierte Tabelle Aufschluß geben:

	BAYER						FRIEDLÄNDER						
	Fötal-Monat						Lebens-Jahr						
Alter:	3	4	6	7	9	Neugeborene	1	5	6	10	12	15	16—20
Uteruslänge in mm:	2	4,2	8,2	18,4	24,2	38	26	29	32	32	41	50	52
Wird die Länge des Corpus = 10 gesetzt, so ist die Länge der Cervix:						15—20	16	18,6	17	12	11,6	10	10

Mit Worten: das Wachstum des Uterus ist ein sprunghaftes. In den ersten 6 Fötalmonaten ist es ein langsam-stetiges, um von da bis zur Geburt plötzlich ein rascheres Tempo einzuschlagen. Auffallend ist die Größe der Gebärmutter beim Neugeborenen und die darauf folgende Verkleinerung [postfötale Involution BAYER's im ersten Lebensjahr[1])]. Von da an finden wir stetiges Wachsen hauptsächlich der Cervix bis zum 5. Jahr, eine kurze Periode rascheren Wachsens im 6. Jahr, dann annähernden Stillstand bis zum 10. Jahr, eine rasche Vergrößerung hauptsächlich des Corpus vor beginnender Pubertät im 10.—12. Jahr und weiter in der Pubertätszeit bis zum 15. Jahr: von da ab bis zum Wachstumsende ist die Zunahme gering.

Ueber die Längenverhältnisse von Uterus und Vagina geben TOURNEUX und LEGAY (1884) folgende Zahlen: Beim menschlichen Embryo von 16 mm gr. L. sind beide ungefähr gleich lang: Uterus 11 mm, Vagina 10,5 mm. Später verschiebt sich die Proportion zu Ungunsten des Uterus: Embryo von 21 cm gr. L.: Uterus 13.5 mm, Vagina 15 mm. Dies Vorauseilen der Vagina zeigt sich auch bei einer Vergleichung der Figg. 467 a, b u. c, p. 777, und ihr Vorsprung wird erst in der präpubalen Periode ausgeglichen.

Seit JOHANNES MÜLLER 1830 die nach ihm benannten Genitalgänge auch für Säuger festgestellt hatte, ist in der Auffassung ihrer Bedeutung einige Wandlung eingetreten. MÜLLER nahm für Säuger an, daß aus seinen Genitalgängen sowohl Ductus deferens wie Tube entstehen, gab aber für letztere die Möglichkeit der Entstehung aus den primären Harnleitern zu. RATHKE (1832/33 u. 1835/37) und nach ihm VALENTIN 1835 korrigierten diese Angaben dahin, daß beim Männchen sich der Urnierengang zum Ductus deferens ausbildet und der MÜLLER'sche Gang atrophiert, beim Weibchen der letztere einen Teil des Genitalschlauches bildet, während der Urnierengang untergeht. Doch hielten sie mit MÜLLER an der Meinung fest, daß die Scheide und der einfache Abschnitt des Uterus aus dem Sinus urogenitalis hervorgehe. Noch BISCHOFF (1842) nimmt dies wenigstens für die Vagina an. Im Jahre 1852 haben THIERSCH und LEUCKART gleichzeitig, ersterer wesentlich embryologisch, letzterer vergleichend anatomisch, gezeigt, daß auch die Scheide ein Produkt der Genitalgänge ist. Seither haben nur NAGEL (1889) und RETTERER (1891/92 und 1903) auf eine Beteiligung des Sinus urogenitalis bei der Scheidenbildung zurückgegriffen, wovon der erstgenannte (1891) seine Meinung wieder korrigiert hat.

1) Die Zahlen BAYER's vom 1. Lebensjahre stimmen mit denjenigen FRIEDLÄNDER's überein.

Mißbildungen.

Von der großen Zahl der Mißbildungen des weiblichen Genitaltraktus beim Menschen können hier nur diejenigen kurz berücksichtigt werden, die auf entwickelungsgeschichtlichen Störungen beruhen; als solche kommen nur Hemmungsbildungen in Betracht. Als Einteilungsprinzip muß ein solches gewählt werden, das sich an die verschiedenen Entwickelungsperioden hält: solche Aufstellungen sind von KUSSMAUL (1859) FÜRST (1867) und NAGEL (1898) gemacht worden. Auf jeder Entwickelungsstufe kann es zu ein- oder doppelseitigem Wachstumsstillstand kommen.

In der Entwickelung des weiblichen Genitaltraktus lassen sich 4 ungleich lange Perioden unterscheiden, die, ohne scharf voneinander abgesetzt zu sein, doch verschiedene Entwickelungsrichtungen bedeuten.

I. Periode der ersten Anlage bis zur Vereinigung der MÜLLER'schen Gänge mit dem Sinus urogenitalis. In diese Zeit fällt die Bildung der MÜLLER'schen Gänge und der Urogenitalfalten und die teilweise Verbindung der letzteren zum Genitalstrang; die Verbindung zwischen den, allmählich hohl gewordenen, Genitalgängen und dem Sinus urogenitalis wird entweder offen oder durch Epithelkontakt hergestellt. Auf diese Stufe sind alle Entwickelungshemmungen (ich sehe ab von fötalen Krankheitsfolgen) zurückzuführen:

1) mit totalem einseitigen oder doppelseitigen Defekt der Genitalgänge; 2) mit partieller Ausbildung des kranialen Abschnittes derselben bei Defekt des kaudalen; 3) mit bindegeweblichem Verschluß der Vestibularmündung derselben: Atresie des Hymens, als geringster Grad der unter 2 genannten Hemmungsbildung; 4) mit doppeltem Uterovaginaltraktus (Uterus duplex cum vagina duplice) infolge Getrenntbleibens der Urogenitalfalten. In den unter 2 und 3 genannten Mißbildungen kann entweder ein Stillstand auf dem in der ersten Periode erreichten Stadium eintreten: Vagina und Uterus behalten getrennte Lumina, oder es kann für die einmal angelegten Abschnitte eine normale Weiterentwickelung erfolgen.

II. Periode der Verschmelzung der Genitalgänge innerlich und äußerlich bis zur Tuben-Uterusmündung. In dieser Zeit liegt die Quelle für die häufigsten Mißbildungen des Genitalkanales, beruhend im vollständigen oder teilweisen Ausbleiben der Verschmelzung beider Genitalgänge. Aus unvollkommener Vereinigung der Urogenitalfalten entstehen die auch äußerlich ausgeprägten Formen: vollkommen getrennter Uterus: Uterus bipartitus und Uterus bicornis bei teilweiser Verschmelzung, die, an der Cervix beginnend, einen mehr oder weniger großen Teil des Uteruskörpers umfassen kann. Aeußerliche Verschmelzung bei innerer Trennung der Lumina führt zu den verschiedenen Graden von Vagina septa und Uterus septus. Die Form, bei welcher die Scheidewand zwischen den beiden Hälften des Uterovaginalkanales nur in der Gegend des äußeren Muttermundes durchbrochen wird, entspricht einem ontogenetisch und phylogenetisch (Marsupialia) normalen Entwickelungsstadium.

III. Periode der Differenzierung des Genitaltraktus in seine verschiedenen Abschnitte: Anlage der Muskulatur. Stehenbleiben auf Stadien dieser Periode führt zu Epithelverklebung — Atresie — des äußeren Muttermundes oder von Teilen der Scheide besonders in ihrem kaudalen Teil. Unvollkommene Aus-

bildung des Fundus uteri läßt den Uterus arcuatus des Foetus bestehen bleiben.

IV. Periode des Wachstums bis zur Reife. Beibehalten der Charakteristika, die zu Anfang dieser Periode bestehen: mangelhafte innere und äußere Entwickelung des Corpus uteri im Verhältnis zu den übrigen Abschnitten und Erhaltung der kindlichen Schlängelung der Tuben bedingen den Typus des infantilen Genitaltraktus.

Stehenbleiben eines Abschnittes oder einer Hälfte der Geschlechtsgänge auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe bei weiterer Ausbildung anderer Teile führt zu mannigfaltigen Kombinationen, die nach dem Vorstehenden leicht verständlich sind. Mitspielen fötalpathologischer Momente ist oft geeignet, die Klarheit der Hemmungsbildungen durch Komplikationen zu stören.

b) Männliches Geschlecht.

E. H. Weber hat zuerst (1836) auf die Vesicula prostatica als Homologon des weiblichen Genitalkanales hingewiesen und dieselbe (1838) als ein bei männlichen Säugetieren (Mensch, Pferd, Hund, Katze) verbreitetes Organ beschrieben, das unter Umständen (Biber) zweihörnig ist. Von der damals herrschenden Ansicht ausgehend, daß die Vagina ein Teil des Sinus urogenitalis sei, nannte er das Organ: „Uterus masculinus". H. Meckel (1848), Leuckart (1849—52) und Thiersch (1852) brachten die Korrektur an, daß es sich um ein Homologon der Vagina handelt, dem sich nur in Ausnahmefällen ein Rudiment vom Uterus anschließt.

Die Entwickelungsgeschichte hat die letztere Anschauung bestätigt. Bei Schilderung der ersten Entwickelung der Müller'schen Gänge wurde die ursprünglich gleichartige Entwickelung bei beiden Geschlechtern erwähnt. Bis zu einer St.-Sch.-L. von 3—4½ cm hält die Ausbildung der Müller'schen Gänge beim männlichen Menschenembryo ungefähr gleichen Schritt mit dem weiblichen, und der Geschlechtsstrang mit den Urogenitalfalten bildet sich in gleicher Weise, höchstens im kranialen Abschnitt etwas schwächer aus (Nagel 1891). Die höchste Stufe der normalen Entwickelung zeigen die Figg. 475 a,

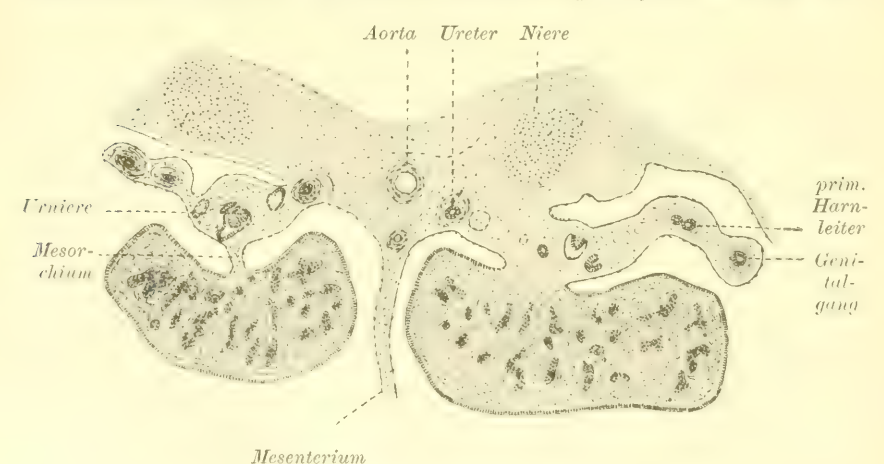


Fig. 475 a. Erklärung siehe nebenstehend.

Fig. 475 b.

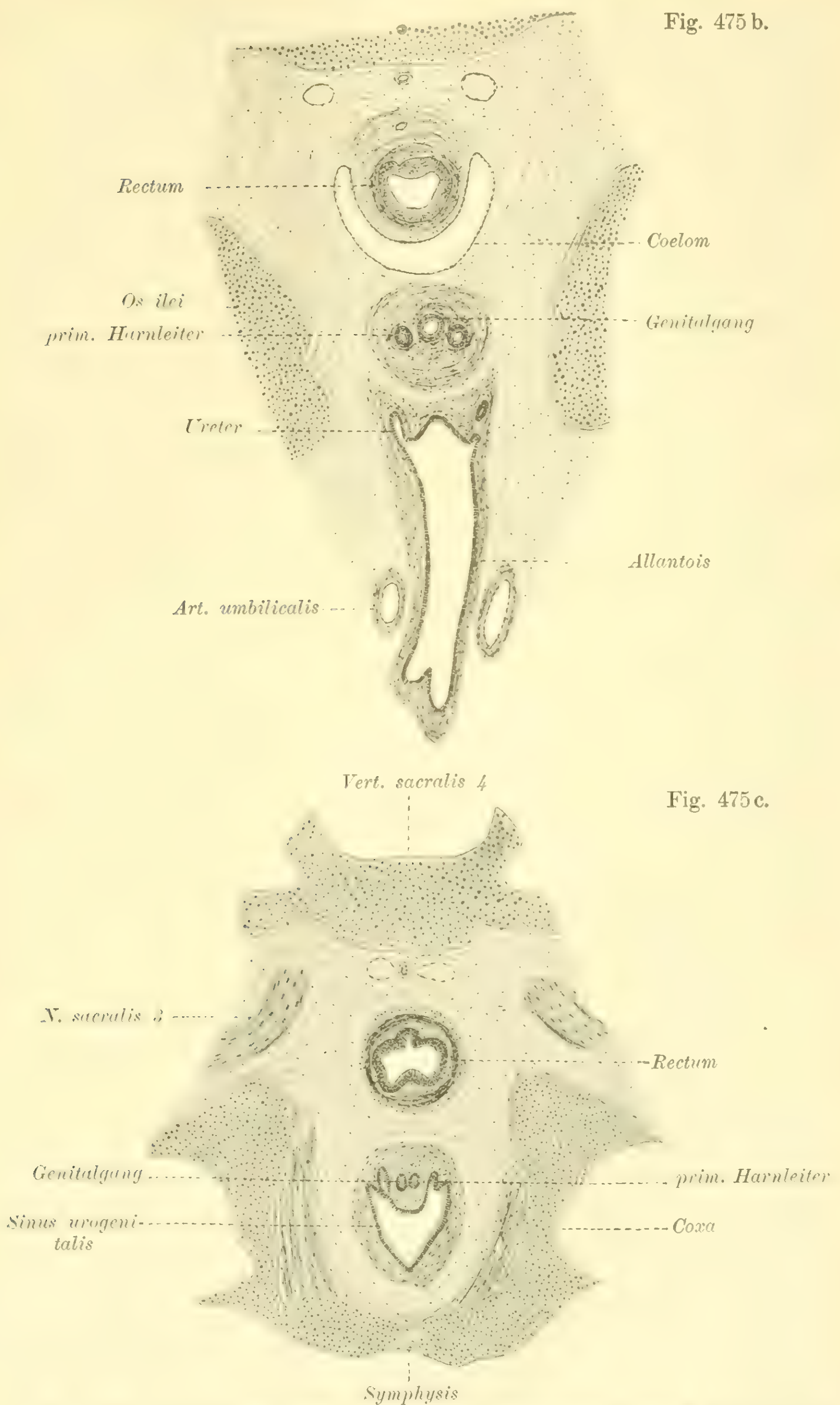


Fig. 475 c.

Fig. 475. Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen ♂ Embryo von 3,5 cm gr. L. Situs der Geschlechtsgänge (Präparat von Dr. H. MEYER-Rüegg).

b und c von einem menschlichen Embryo von $3\frac{1}{2}$ cm [Ende 2. Monat[1])]. Ohne Anwesenheit des typischen Hodens könnte man diese Bilder ebensogut für Darstellungen weiblicher Verhältnisse ansehen. Von da an tritt rasch die Rückbildung ein: In der zweiten Hälfte des 3. Fötalmonats (Rumpflänge 5—8 cm, NAGEL; beim Kaninchen vom 24. Embryonaltage an, COERT 1898) verschwindet in den Urogenitalfalten und im kranialen Teil des Geschlechtsstranges Lumen und Epithel durch Zelldetritus. Erhalten bleibt nur das Mündungsstück, das gleich wie die Vagina ausgefüllt ist mit mehrschichtigem, kubischem Epithel (BIERFREUND 1889, NAGEL 1891). Ein offener Durchbruch in den Sinus urogenitalis, wobei die schlitzförmige Oeffnung von Faltenbildung ähnlich dem Hymen umgeben sein kann, erfolgt früher oder später zu nicht genau fixierter Zeit; bisweilen bleibt, trotz Lumen der Vesicula prostatica, eine offene Kommunikation mit der Urethra virilis, aus (E. H. WEBER 1838: Fälle bei Mensch und Pferd). Manchmal schließt sich dem Vaginalteil noch ein uteriner Abschnitt mit Cylinderepithel (TOURNEUX 1888) an, dessen Hörner bis zum Hoden erhalten bleiben können (LEUCKART 1852: Biber, Fischotter, Dachs). Beim Menschen ist ein derartiges Vorkommnis teratologisch als Scheinzwitterbildung vielfach gesehen worden und zuerst von LEUCKART (1852) kritisch gewürdigt worden. Weitere kasuistische Beiträge mit entwickelungsgeschichtlicher Analyse haben hierzu geliefert: VAN DEEN (1849), WAHLGREN (1849), BOOGARD (1876), LANGER (1881).

Bei kleinen Säugetieren fehlt eine Vesicula prostatica (LEUCKART 1852). Auch bei Marsupialiern wurde sie vermißt. Vorkommendenfalls wäre dort eine doppelte Prostatatasche zu erwarten, deren Mündung lateral und kaudal vom Ductus deferens liegt (V. D. BROEK 1904).

Außer seltenen Resten des MÜLLER'schen Ganges im Verlauf des Samenstranges oder des Nebenhodens erhält sich beim Menschen mit großer Regelmäßigkeit das ursprüngliche Abdominalende des Genitalganges in Form der ungestielten Hydatide des Hodens; davon soll später die Rede sein (vergl. p. 773).

Als geschichtlich früheste Erwähnung der Vesicula prostatica sind wohl die Angaben von ALBINUS 1704 und MORGAGNI 1712 hierüber zu notieren. Die Homologie dieser Tasche mit der weiblichen Vagina wurde 1817 von STEGLEHNER (Elefant, Mensch) vermutet.

Urogenitalverbindung der Säugetiere.

Als Ausgangspunkt nachstehender Beschreibung sei auf die Besprechung der Urniere (p. 288—302) und der Keimdrüse (p. 716 ff.) der Säugetiere in diesem Handbuch verwiesen. An letzterem Ort wurde auch geschildert, daß eine Urogenitalverbindung bei Säugern in der Regel erst nach Differenzierung der Keimdrüse eintritt, also zu einer Zeit, während welcher alle specifischen Bestandteile der Keimdrüsen schon ausgebildet sind. Keimstränge und Rete testis resp. ovarii stammen daher vom Keimepithel. Anschauungen, die dem widersprechen, wurden dort besprochen und als durch die Untersuchungen der neuesten Zeit nicht bestätigt hingestellt.

1) Einen Uterus masculinus von außergewöhnlich starker Entwickelung bildet NAGEL (1891) von einem menschlichen Embryo von $5\frac{1}{2}$ cm gr. L. ab.

Ueber den zeitlichen Eintritt einer Urogenitalverbindung stehen mir folgende Angaben zur Verfügung: Monotremata: bei Echidna aculeata beginnt vor Differenzierung der Keimdrüse kurz vor dem Ausschlüpfen (KEIBEL 1904: Embryo 46) durch Sprossenbildung seitens der BOWMAN'schen Kapsel die Verbindung sich anzubahnen. Marsupialia: genaue Angaben fehlen: wenn VAN DEN BROEK (1905) Recht hat, indem er seinen Ovarialkern (= Ovarialmark?) von der Urniere ableitet, so muß die Verbindung wohl schon während des intrauterinen Lebens stattfinden; doch fehlt bei VAN DEN BROEK der direkte Beweis für seine Ansicht. Ungulata: bei Hausschweinembryonen von 3—4 cm Länge zeigen sich Sprossen der BOWMAN-schen Kapsel, mit welchen sich später Ausläufer des Rete verbinden (ALLEN 1904); bei männlichen Embryonen von 9,5 cm gr. L. ist die Urogenitalverbindung vollständig (MAC CALLUM 1902). Bei einem Rindsembryo von 2,2 cm gr. L. mit indifferenter Keimdrüse fand KÖLLIKER (1879) Epithelverbindung zwischen Urniere und Keimdrüse. Die Urogenitalverbindung fand RIELÄNDER (1904) hergestellt bei einem (weiblichen) Rindsembryo von 8 cm Länge. Carnivora: bei Katzenembryonen von 6,8 cm wird durch Rete-Sprossen die Verbindung bewerkstelligt (JANOSIK 1885). Rodentia: bei Kaninchen vom 15. bis 16. Embryonaltag treibt die BOWMAN'sche Kapsel einzelner MALPIGHIscher Körper kurze vergängliche Epithelsprossen; die Urogenitalverbindung etabliert sich ohne deren Beteiligung durch Ausläufer des Rete zur Zeit der Geburt oder kurz vorher (COERT 1898), resp. bei einer Embryolänge von 6 cm (JANOSIK 1885). Primaten: bei einem männlichen menschlichen Embryo von 20 cm gr. L. aus der 11. Woche fand MAC CALLUM (1902) die Urogenitalverbindung hergestellt: nach NAGEL (1889) besteht eine solche vor dem 4. Fötalmonat nicht.

Nach den spärlichen Angaben hierüber dürfen wir annehmen, daß der aktive Anteil an der Herstellung der Urogenitalverbindung dem Rete zukommt, daß aber der hierzu führenden Rete-Wucherung eine (abortive) Sproßbildung von seiten der MALPIGHI'schen Körperchen zeitlich vorangeht. Diese Sprossen erreichen aber einen Zusammenhang mit der Keimdrüse nicht und werden wohl auch von seiten der Rete-Sprossen da und dort vernachlässigt (COERT, Kaninchen).

Differenzierung beim männlichen Geschlecht.

Ein anschauliches Bild von der eben vollzogenen Verbindung beim männlichen Geschlecht beim Schwein giebt die Fig. 476. Die Retekanäle öffnen sich, in die Länge wachsend, zu mehreren in den Kapselraum der MALPIGHI'schen Körperchen mit atrophierten Glomerulis. So erstreckt sich das Rete testis bis tief in das Mesorchium hinein (Pars extraglandularis, COERT 1898), wo es von den Ductuli efferentes der Epididymis — mesonephrischer Abkunft — aufgenommen wird.

Während von seiten der Keimdrüse die Urogenitalverbindung hergestellt wird, differenziert sich die Urniere beim männlichen Individuum zur Epididymis. Schon vorher hat in einzelnen Teilen derselben eine Atrophie begonnen; nur bei Monotremen (Echidna) scheint nach KEIBEL (1904) die Urniere ihre höchste Entwickelung erst kurze Zeit später zu erreichen.

Zur Zeit der höchsten Ausbildung der Urniere bestehen deren Kanälchen aus der, der Keimdrüse zunächst gelegenen BOWMAN'schen

Kapsel mit flachem Epithel und Glomerulus, aus dem anschließenden gewundenen sekretorischen, weiten Abschnitt und aus dem, lateral in den primären Harnleiter mündenden, ausführenden Teil. In demjenigen Gebiet der Urniere, welches bestimmt ist, durch Keimdrüsen-

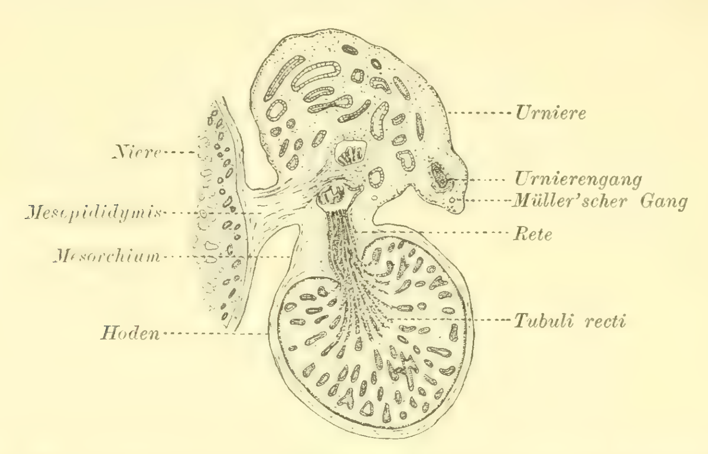


Fig. 476. Querschnitt durch Hoden und Mesonephros eines Schweinsembryo von 9,5 mm; Urogenitalverbindung (kombiniert nach Mac Callum 1902).

verbindung zur Epididymis zu werden, dem Sexualteil der Urniere, atrophieren die Glomeruli, und die Kanälchen nehmen im ganzen Verlauf gleiche Weite und gleiches cylindrisches Epithel an. Dasselbe erhält in späterer Entwickelungsperiode (genaue Zeitangaben fehlen) Flimmerhaare. Indem die Kanälchen eine derbe eigene Wandung mit einzelnen glatten Muskelzellen erhalten und sich stark schlängeln (beim Menschen vom 4.–5. Fötalmonat an nach Kölliker 1861) ist die Bildung der Epididymis vollendet. Die Zahl der Urnierenkanälchen, welche in die Epididymis aufgenommen werden, wechselt. Beim Menschen sind es von im ganzen 30 die 8–9 kranialsten, abgesehen von einzelnen, ganz vorn gelegenen Abortivkanälchen (Mac Callum 1902); beim Schwein gehen die 8 am meisten kranial gelegenen unter und die 10–12 folgenden bilden die Epididymis (Allen 1904). Jedenfalls umfaßt der Sexualteil stets den kranialen Abschnitt der Urniere.

Die übrigen Kanälchen des Sexualteiles, die nicht zur Hodenverbindung Verwendung finden, gehen anfänglich gleiche Veränderungen ein, wie die eben beschriebenen mit Atrophie der Glomeruli und Verlust des sekretorischen Charakters seitens ihres Epithels. Die Degeneration bleibt aber dabei nicht stehen: die Kanälchen verlieren weiterhin ihren Zusammenhang mit dem primären Harnleiter und gehen früh bis auf geringe Reste zu Grunde. Solche Rudimente können sich finden im Kopf des Nebenhodens: a) inkonstante Ueberbleibsel der kranialsten Urnierenkanälchen ohne Urogenitalverbindung, b) seltene Seitenkanälchen der Ductuli efferentes, die zum Teil durch offene Trichter in das Cavum vaginale münden und zu Spermatocele Veranlassung geben können (Roth 1880/82).

Ein einmal von Luschka (1854) beschriebener Verbindungskanal von einem Nebenhodenkanälchen zur ungestielten Hydatide ist in seiner

Bedeutung nicht sichergestellt, da erklärende entwickelungsgeschichtliche Thatsache fehlen; Toldt (1891) ist geneigt, dasselbe entweder für ein Gefäß oder für den Rest eines (zweiten?) Müller'schen Ganges zu halten.

Aus dem kaudalen Abschnitt des Mesonephros, dem sekretorischen oder Nierenteil, gehen hervor: a) die Paradidymis (Henle 1873), ein Gebiet der Urniere, das, ohne Verbindung mit Hoden und Urnierengang seine sekretorischen Bestandteile mit Malpighi'schen Körperchen länger beibehält (nach Giraldès 1864, ihrem ersten Beschreiber, wächst sie unter Umständen bis zur Pubertät); b) seltene Ductuli aberrantes, exkretorische Kanälchenreste, noch mit dem primären Harnleiter verbunden.

Eine Uebersicht über die makroskopischen Verhältnisse im Vergleich zur weiblichen Anlage giebt Fig. 477.

Betreffend nähere Details verweise ich auf die Beschreibung dieser Reste auf p. 299 f. mit Fig. 195.

Die Ausbildung des primären Harnleiters in toto (abgesehen vom kranialsten Teil kopfwärts von der Urogenitalverbindung zum Ductus epididymidis mit seinen Windungen und Ductus deferens mit seiner kräftigen Muskulatur ist allgemein bekannt, doch in seinen Details entwickelungsgeschichtlich kaum studiert. Ueber ihre embryonale Topographie orientieren die Fig. 475 a, b u. c. Mit den Genitalgängen liegen sie in den Urogenitalfalten und deren vereinigtem Stück, dem Genitalstrang (Thiersch 1852, Kölliker 1861). Der letztere erreicht beim frühzeitigen Untergang der Müller-schen Gänge nicht die Ausdehnung wie beim weiblichen Geschlecht und auch die Urogenitalfalten bleiben niedrig bis zum völligen Verstreichen. Doch bleibt zuweilen als Genitalstrangrest eine kleine Peritonealduplikatur zwischen den beiderseitigen Samenleiterampullen bestehen. Die Fortsetzung dieses Stranges auf das Gebiet der Ductus ejaculatorii läßt sich meist noch innerhalb der Prostata erkennen.

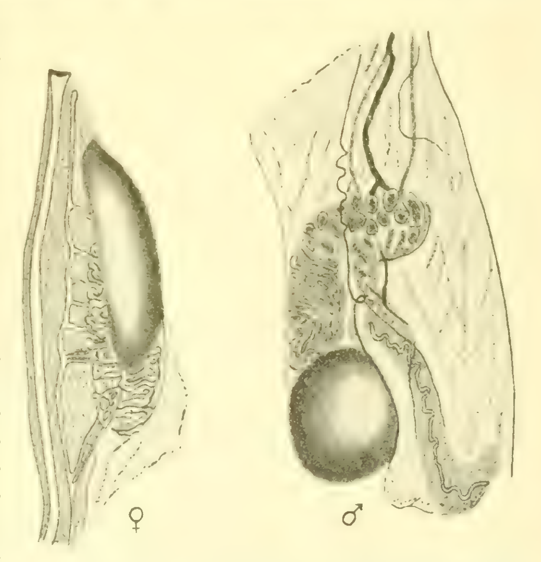


Fig. 477. Vergleich der Keimdrüsenadnexe eines weiblichen und eines männlichen Katzenembryo von 6,8 resp. 8,5 cm Länge (nach Janošik 1885).

Die erste Anlage der Samenblasen beschreibt Kölliker (1861) von einem Rindsfoetus von $7\frac{1}{2}$ cm Länge als laterale quere Epithelknospe an jedem Ductus deferens innerhalb des Geschlechtsstranges. Ueber die weitere Embryologie dieser Gebilde giebt die Litteratur leider keinen Aufschluß, was um so mehr zu bedauern ist, als in der

Reihe der Säugetiere hierin eine große morphologische Mannigfaltigkeit besteht und gerade eine vergleichende Entwickelungsgeschichte in die verschiedenen Anschauungen der Autoren darüber Einheitlichkeit bringen könnte.

Die Samenleiter münden als Ductus ejaculatorii (ohne eigene Muskulatur: Felix 1901, Mensch) stets getrennt und, ausgenommen bei Echidna (Keibel 1904), lateral von dem Ende der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis oder eine besondere Tasche desselben (Rauther 1903, Kaninchen).

Differenzierung beim weiblichen Geschlecht.

Eine ähnliche Umwandlung der Urnierenkanälchen finden wir beim weiblichen Geschlecht.

Nachdem zuerst Rosenmüller (1802) bei weiblichen Neugeborenen deren Rudimente als „Corpus conicum" beschrieben und als Homologon der Epididymis angesprochen hatte, wurde diese Bedeutung von Kobelt (1847) auf embryologischer Basis sichergestellt. Endlich hat Waldeyer (1870) auch beim weiblichen Geschlecht eine Trennung von Sexualteil und Harnteil des Mesonephros aufgestellt und als Epoophoron und Paroophoron unterschieden.

Zur selben Zeit wie beim männlichen Geschlecht oder wenig später wandeln sich kraniale Kanälchen der Urniere in Kanäle des Epoophoron um, indem sie ihre Glomeruli einbüßen und, solange wenigstens der primäre Harnleiter besteht, eine Verbindung mit ihm beibehalten. Auch beim weiblichen Geschlecht stellt sich zwischen diesem Urnierenteil und dem Rete ovarii eine Urogenitalverbindung her (Bühler 1894, Coert 1898, Wichser 1899, Rieländer 1904) und zwar vereinigen sich auch hier Ausläufer des Rete mit dem Malpighi'schen Körperchen (Coert). Die Lage der stark gewundenen Canales epoophori, 12—20 an Zahl (Kobelt 1847, Ampt 1895) ist typisch zwischen Tube und Mesovarium und ihre Verbindung mit dem Rete liegt im kranialen Abschnitt der Keimdrüse, wo sich Epoophoron und Rete im Mesovarium entgegenkommen (Fig. 448, p. 726). Die Urogenitalverbindung kann beim Menschen zur Zeit der Mitte des Embryonallebens eine offene sein, verödet aber zur Zeit der Geburt in der Regel. Ein Eindringen von Kanälchen des Epoophoron bei fehlendem Rete bis in den Hilus ovarii konnte ich bei einer geschlechtsreifen Maus beobachten. Die Entwickelung des Epoophoron wechselt individuell sehr. Rieländer (1904) findet es schwach bei Schaf und Kalb, kräftig bei Schwein, Meerschweinchen, Ziege und Mensch. Beim letzteren ist auch in postfötaler Zeit noch eine absolute Größenzunahme konstatiert (Kobelt, Wichser). Auf der Stufe der höchsten Ausbildung besteht die Wand der Kanälchen aus cylindrischem, meist flimmerndem Epithel mit starker Tunica propria, die direkt subepithelial glatte Muskelzellen enthalten kann (Bühler 1894).

Gleich wie beim männlichen Geschlecht verlieren auch beim weiblichen im kaudalen Teil der Urniere deren Kanälchen ihre Verbindung mit dem Urnierengang (vermutlich durch Untergang ihres exkretorischen Abschnittes), während die Malpighi'schen Körperchen sich länger erhalten. Diese Reste, in ihrer Gesamtheit das Paroophoron darstellend, liegen zwischen den Verzweigungen der Arteria spermatica (Czerny 1889: Kaninchen; Rieländer 1904: verschiedene

Säugetiere, Mensch). Im Gegensatz zum Epoophoron, das in der Mesosalpinx liegt, findet man das Paroophoron stets im Ligamentum latum zwischen dessen Basis und dem Abgang des Mesovarium (Fig. 478 u. 479).

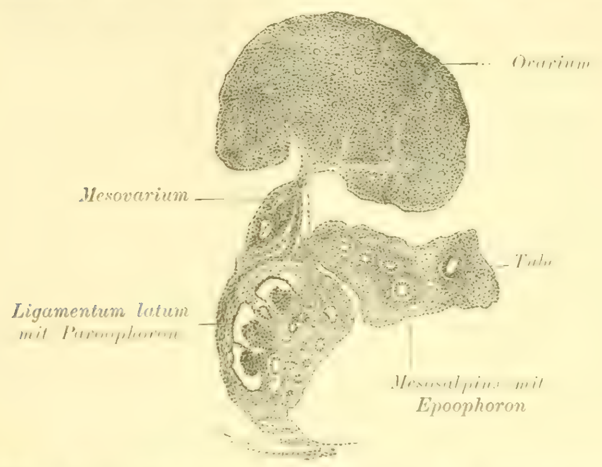


Fig. 478. Querschnitt durch Ligamentum latum und Eierstock eines menschlichen Embryo aus dem 3. Monat: Epoophoron und Paroophoron (aus NAGEL 1896).



Fig. 479. Querschnitt durch den Hilus ovarii eines menschlichen Embryo von 9 Monat: Rete, Epoophoron und Paroophoron; Urogenitalverbindung.

Wachstumsverschiebungen bedingen es, daß das Paroophoron seine urspünglich kaudale Lage zum Epoophoron nicht beibehält, sondern mit der Art. spermatica dem Hilus ovarii gegenüber rückt. Dank seiner Abkunft von einem normal vorhandenen Fötalorgan muß das

Paroophoron in früher Entwickelungsperiode bei allen Säugetieren sich finden, geht aber in der Regel lange vor der Geschlechtsreife zu Grunde. Beim Menschen ist es in der ersten Hälfte der Fötalzeit ein regelmäßiger Befund (R. MEYER 1899). Bei ältern Föten und Neugeborenen ist es als inkonstantes Gebilde nachgewiesen worden von SWITALSKI

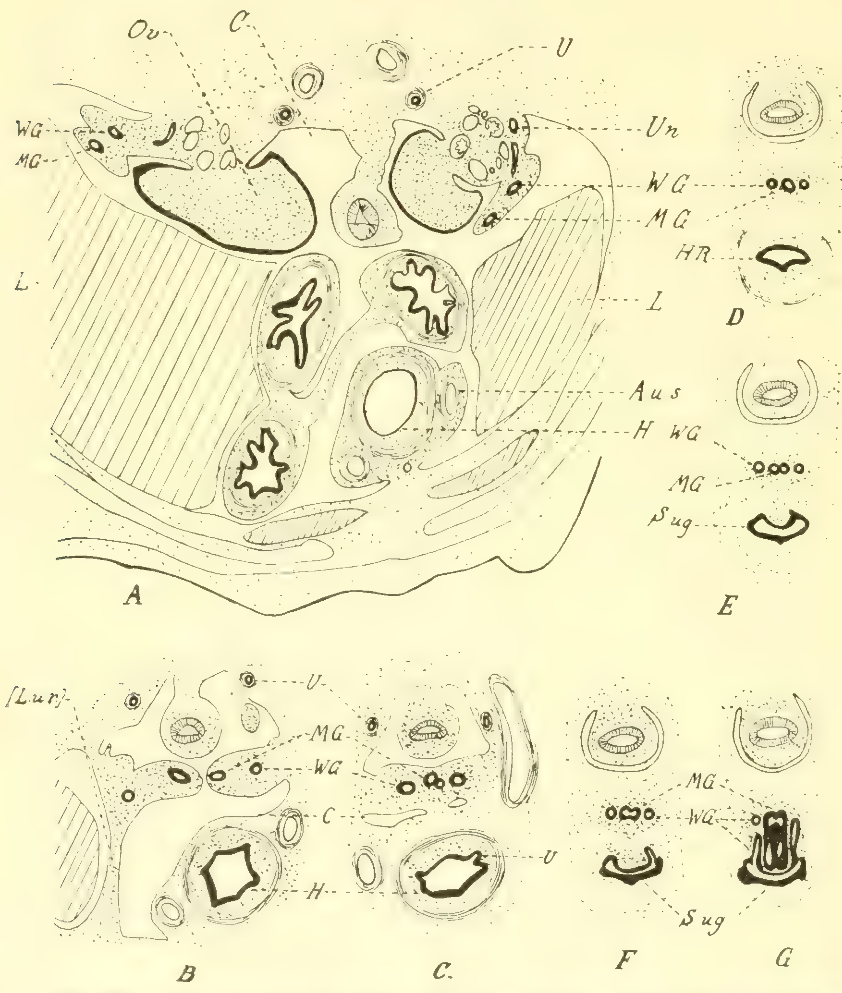


Fig. 480. Serie von Querschnitten durch Urogenitalfalten und Geschlechtsstrang eines menschlichen ♀ Embryo von 29 mm St.-Sch.-L.: Situs der MÜLLER'schen Gänge und Urnierengänge (nach KEIBEL 1896). *A.u.s* Art. umbilic. sinistr. *C* Cölom. *H* Harnblase. *HR* Urethra. *L* Leber. *L.u.r* Lig. uteri rotundum (Leistenfalte). *MG* MÜLLER'scher Gang. *Ov* Ovarium. *S.ug* Sinus urogenitalis. *U* Ureter. *Un* Urniere. *WG* Urnierengang.

(1898), ASCHOFF (1899, 1903), ROB. MEYER (1899), WICHSER (1899), AICHEL (1900), RIELÄNDER (1904). Der letztgenannte Autor stellte sein Vorkommen auch bei verschiedenen Schlachttieren (Schwein, Kalb, Schaf, Ziege, Meerschweinchen) teils mit, teils ohne Glomeruli fest.

Bei jungen Kaninchen habe ich selbst öfters Glomeruli an typischer Stelle gesehen.

Urnierenreste, die, nicht an der genannten Stelle gelegen, wohl auch auf das Paroophoron zu beziehen sind oder vielleicht zum Teil mit den Ductuli aberrantes des Nebenhodens homologisiert werden müssen, sind seit WALDEYER (1870) u. A. beschrieben worden von TOURNEUX (1887/88).

Die Trennung zwischen Epoophoron und Paroophoron ist nicht so scharf, wie dies für ihre männlichen Homologa: Epididymis und Paradidymis, gilt (COERT 1898, RIELÄNDER 1904), denn es fehlt die funktionelle Trennung. Die Verwandtschaft zwischen Paroophoron und Epoophoron wird auch durch Fig. 479 illustriert, wo dicht neben der Verbindung zwischen Rete und Epoophoron auch eine solche des ersteren mit dem Paroophoron besteht (WICHSER 1899).

Die Beziehungen zwischen primärem Harnleiter und MÜLLERschem Gang sind von Anfang an sehr enge (siehe Entwickelung des MÜLLER'schen Ganges). Zur Illustration der gegenseitigen Topographie dienen die Bilder der Fig. 480, die zeigen, wie der Urnierengang die Genitalgänge in Genitalfalten und Genitalstrang begleitet. Eine Verbindung oder gar Verschmelzung beider besteht an keinem Punkte. Insbesondere ergiebt sich deutlich, daß ebenso wie beim männlichen Geschlecht die Urnierengänge selbständig neben dem MÜLLER'schen Hügel münden. Nach dem früher Gesagten geht aus diesem Hügel das Orificium vestibulare vaginae und das Hymen hervor. Danach können also die primären Harnleiter weder an der Bildung der Vagina noch an derjenigen des Hymen sich beteiligen. Doch besteht während der Entwickelungsperiode der MÜLLER'schen Gänge eine Zeit lang eine enge Anlagerung dieser an die primären Harnleiter (NAGEL 1889, AMMANN 1892, VAN ERP TAALMANN KIP 1893), wie es Fig. 481 dargestellt ist. Der Schluß aus diesem Verhalten auf einen genetischen Zusammenhang beider hat sich nicht bewahrheitet (vergl. darüber p. 769). Immerhin werden dadurch die Ansichten von TOURNEUX u. LEGAY (1884), B. HART (1899) und KEMPE (1903) [siehe p. 780] von einer Beteiligung der Urnierengänge an der Vaginabildung einer Erklärung näher gerückt.

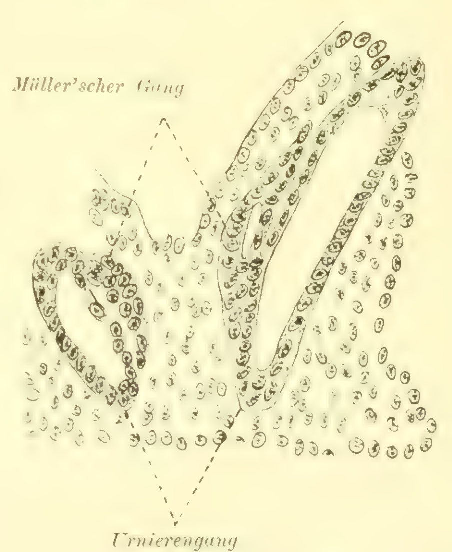


Fig. 481. Querschnitt durch den Geschlechtsstrang eines ♀ Embryo von Talpa europaea dicht über dem Sinus urogenitalis: scheinbare Verschmelzung der MÜLLERschen Gänge (nach VAN ERP TAALMAN KIP 1893).

Nach dem Gesagten werden wir Reste des primären Harnleiters erwarten dürfen: 1) im Ligamentum latum, dem Produkte der Geschlechtsfalten, nahe der Tube, parallel zu ihr; 2) in den Seitenteilen des Uterus (siehe Fig. 472) zum Teil in dessen Muskulatur

eingeschlossen (p. 787); 3) in der Wand der Vagina; 4) neben der vestibularen Scheidenmündung. Am häufigsten persistieren sie in ihrem kranialsten Teil, also in Form 1. Seltener ist ihr Vorkommen in der Uteruswand. In der Wand der Scheide ist ihre Lage nach den verschiedenen Litteraturangaben keine konstante. GEIGEL (1883, Mensch) fand sie im kranialen Teil derselben mehr dorsal, v. PREUSCHEN (1867, Mensch) und RIEDER (1884, Katze, Kalb, Schwein, Mensch) in der ventralen Vaginalwand eingeschlossen.

Demgemäß müßte ihre Vestibularmündung am ventralen Umfange des Introitus vaginae, also in der Gegend der Urethralmündung gelegen sein (RIEDER 1884, BULLINGER 1896, HENGGE 1900, Schwein), eventuell auf besonderen Papillen (KOCKS 1884). Immerhin bleibt es fraglich, ob alle Kanäle daselbst, die unter dem Namen der SKENEschen Gänge (SKENE 1892) beschrieben worden sind, als Reste der primären Harnleiter aufgefaßt werden dürfen und nicht vielmehr zum Teil Drüsenlumina sind. Wenn mehrfach berichtet wird, daß die Urnierengänge auf der vordern Scheidenwand ausmünden (DOHRN 1889, VAN ACKEREN 1889, menschlicher Embryo; RIEDER 1884, Katze, Kalb), so läßt sich das entwickelungsgeschichtlich nur so erklären, daß bei fehlender vorderen Scheidenklappe die Grenze zwischen ventraler Vaginalwand und Sinus urogenitalis mit den Mündungen der primären Harnleiter in die Tiefe des Introitus vaginae verlagert wurde. Auch urethrale Mündungen der Urnierengänge(?) sind von BÖHM 1883 beschrieben worden.

Bezüglich weiterer Angaben über die unter dem Namen der GARTNER'schen Kanäle zusammengefaßten Reste der Urnierengänge sei auf Bd. III, p. 301 dieses Handbuches verwiesen. Nachzutragen

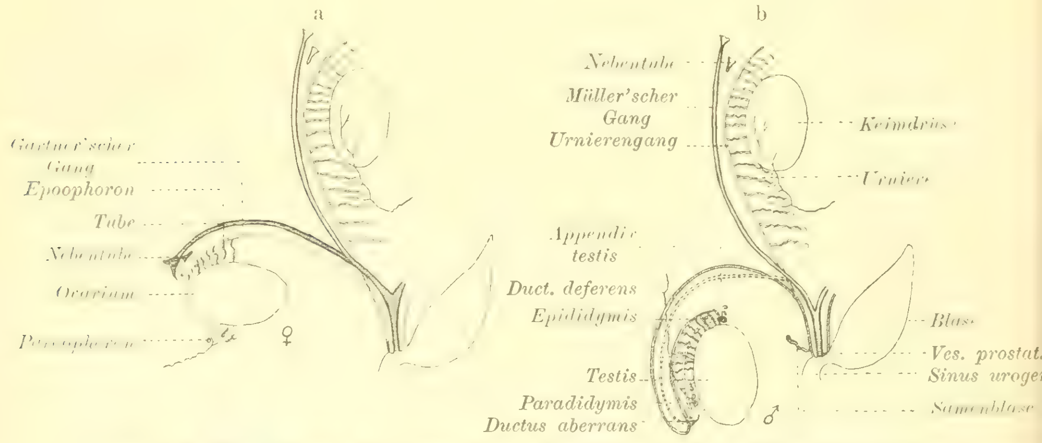


Fig. 182. Schema der Umwandlung der Urniere und der MÜLLER'schen Gänge bei beiden Geschlechtern (modifiziert nach O. HERTWIG 1890 und RIEDLÄNDER 1904).

bleibt, daß VAN DEN BROEK (1905) in einer seither erschienenen Publikation bei Beuteljungen von Halmaturus und Didelphys die primären Harnleiter in der lateralen Seite der Uteruskörper bis in die Papilla uteri verfolgen konnte; bei erwachsenen Tieren fehlen sie.

Uebersicht der Anhangsgebilde der Säugetierkeimdrüsen und ihrer Ausführwege.

Da in den genannten meist rudimentären Organen eine große Mannigfaltigkeit herrscht, die noch nicht in allen Punkten abgeklärt ist, und da anderseits diese Rudimente häufig zu pathologischen Bildungen Veranlassung geben, füge ich hier in kurzem eine Zusammenfassung über diese Gebilde bei. Die Ableitung der wichtigsten soll durch das Schema von Fig. 482 illustriert werden (siehe auch Harnorgane Bd. III, p. 300, Fig. 194 und Fig. 477, p. 799). Die Bestandteile des Urnierensystems sind durch zarte, diejenigen der Genitalgänge durch starke Konturen ausgezeichnet. Definitive Zustände (auch von Rudimentärorganen) sind durch Schraffierung charakterisiert. Punktiert sind die sind die beim betreffenden Geschlecht nicht zur Ausbildung kommenden Ableitungsgänge.

Gruppiert man die Rudimentärorgane und ihre Homologa beim anderen Geschlecht nach dem Mutterorgan, so ergiebt sich:

I. Keimdrüse (abgesehen von pathologischen Bildungen seitens des Keimepithels und der Keimstränge):
Rete mit Tubuli recti bei beiden Geschlechtern: Ductuli aberrantes retis (♂ ROTH 1876, POIRIER 1890).

II. Urniere.
- A. Primärer Harnleiter:
  1. kraniales Endstück:
     - a) männlich: manche Formen von Appendix epididymidis (gestielte Hydatide); event. Tubo-epididymiskanälchen (?) (siehe Bd. III, p. 300);
     - b) weiblich: manche Formen von Hydatis ligamenti lati; event. ein besonderer Abschnitt des Epoophoron, von VALENTI (1883) als Vorniere aufgefaßt; event. Tubo-epoophoronkanälchen (?) (siehe Bd. III, p. 301).
  2. Hauptteil:
     - a) männlich: Ductus deferens-ejaculatorius mit Samenblase;
     - b) weiblich: GARTNER'scher Gang mit manchen Formen von SKENE'schen Gängen als vestibularem Endstück.
- B. Kanälchensystem:
  1. einzelne kranialste Kanälchen:
     - a) männlich: manche Formen von Appendix epididymidis, event. Tubo-epididymiskanälchen (?);
     - b) weiblich: manche Formen von Hydatis ligamenti lati, event. Tubo-epoophoronkanälchen (?).
  2. kranialer (Sexual-)Teil:
     - a) männlich: Ductuli efferentes der Epididymis mit Kollateral-(Trichter-)Kanälchen;
     - b) weiblich: Epoophoron mit Kollateralkanälchen.
  3. kaudaler (Nieren-)Teil:
     - a) männlich: Paradidymis, bestehend aus den MALPIGHI-schen Körperchen ohne Verbindung mit dem Urnierengang und Ductuli aberrantes, d. i. Resten der sekretorischen Abschnitte von Urnierenkanälchen;
     - b) weiblich: Paroophoron wie Paradidymis.

III. Genitalgang.
1. kraniales Ende:
a) männlich: Appendix testis (ungestielte Hydatide);
b) weiblich: Ostium abdom. tubae, event. mit cystischem Tubaranhang (von manchen Autoren [KOBELT, AMANN] als primäres Tubenende gedeutet).
2. Hauptteil:
a) männlich: teilweise Vesicula prostatica;
b) weiblich: Tube-Uterus-Vagina.
3. accessorische MÜLLER'sche Trichter:
a) männlich: manche Formen von Appendix epididymis (TOLDT 1892);
b) weiblich: Nebentuben; accessorische Tubenmündungen; manche Cysten des Ligamentum latum (KOSSMANN).

IV. Nachbarorgane.
A. Accessorische Nebennieren (MARCHAND) bis jetzt nur für weiblich beschrieben.
B. Lymphknötchen und Ganglien des Ligamentum latum.
C. Peritonealwucherungen in Form von Appendices epiploicae (KRAUSE 1843) oder Cysten (GOSSELIN 1848: Hoden, R. MEYER 1903: Lig. latum).
D. Teratologica: Dermoidcysten.

Bandapparat der Keimdrüsen und der Ableitungswege. Descensus der Keimdrüsen.

Bei einer Reihe von Säugetieren behalten die Keimdrüsen, besonders beim männlichen Geschlecht, die ursprüngliche Lage an der dorsalen Wand des Abdomens zur Seite der Lendenwirbelsäule nicht bei. Ihre Wanderung steht im engen Zusammenhang mit den Veränderungen der Urniere und der Ausbildung der Bänder der inneren Genitalien.

Als primäre Peritonealfalte des Urogenitalsystems haben wir kennen gelernt: die Urnierenfalte, die breit der dorsalen Bauchwand zur Seite der Wirbelsäule ansitzt: nach kopfwärts läuft sie aus in das Zwerchfellsband der Urniere (KÖLLIKER 1861), kaudalwärts setzt sie sich fort in die Urogenitalfalte, die Urnierengang und Genitalgang zum Sinus urogenitalis begleitet und sich mit derjenigen der anderen Seite zum Genitalstrang vereinigt. Medial auf der Urnierenfalte entwickelt sich sekundär die Keimleiste mit fortschreitender Entwickelung der Keimdrüse zur Keimfalte, während auf der lateralen Kante die Tubenleiste zur Tubenfalte sich erhebt. Letztere geht kaudalwärts auf in der Urogenitalfalte: die Keimdrüsenfalte zerfällt in drei Abschnitte: einen mittleren, breiten, der die Keimdrüse trägt, das spätere Mesovarium resp. Mesorchium, und eine kaudale und kraniale schmälere Fortsetzung bis zum entsprechenden Ende des Urnierenkörpers, dem kranialen und dem kaudalen Keimdrüsenband. Die genannten Sekundärfalten treten um so kräftiger und selbständiger hervor, je mehr die Urniere sich zurückbildet, und nehmen gleich der Urnierenfalte mehr und mehr den Charakter von Mesenterien an. Als weitere Bauch-

fellfalte von Bedeutung kommt hinzu die Leistenfalte der Urniere, die von ihrem unteren Pol, gegenüber dem Ende des kaudalen Keimdrüsenbandes, zur Leiste zieht (siehe Fig. 483). Während der Entstehung dieser Falten, die bei beiden Geschlechtern gleich sind, hat

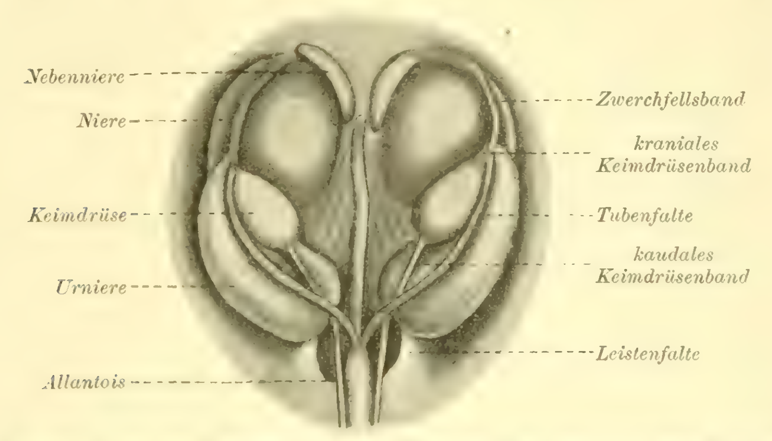


Fig. 483. Situs von Urnieren und Keimdrüsen mit Bändern von einem Schweinsembryo von 6,7 cm Länge (nach KLAATSCH 1890).

die Differenzierung der Keimdrüsen zu Hoden und Ovarien begonnen und die weitere Entwickelung des zugehörigen Bandapparates steht unter dem Zeichen der geschlechtlichen Trennung.

Der Descensus der Keimdrüse steht wenigstens im Beginn in emgstem Zusammenhang zu Lageveränderungen der Urniere, verursacht durch deren relativem Wachstumsstillstand mit folgender Atrophie.

Nach NEUHÄUSER reicht bei einem Schweinsembryo von 3 cm Länge der kraniale Urnierenpol bis zur 4.—5. Brustrippe, das kaudale Ende bis zum 5. Lumbalwirbel, $2^1/_2$ Wirbel (= 0,7 mm) kranial von der Ileosacralverbindung. Die Mitte der Keimdrüse liegt kranial von der Mitte des Mesonephros, ihr kaudaler Pol 3 mm kranial vom Ileosacralgelenk und 1 mm vor dem Kopfende der bleibenden Niere. Im weiteren Verlauf wächst die Urniere absolut wenig mehr in die Länge und erleidet eine axiale Verschiebung kaudalwärts, die sich hauptsächlich an ihrem kranialen Pol deutlich ausprägt. Die Keimdrüse rückt unter Beibehaltung ihrer relativen Lage zum Mesonephros ebenfalls schwanzwärts, so daß z. B. ihre Mitte beim Embryo von 5 cm Länge um 6 Wirbelkörper weiter rückwärts in der Höhe des 2.—3. Lumbosacralwirbels liegt. Die bleibende Niere, jetzt in die Höhe der Keimdrüse gerückt, veranlaßt durch ihr Wachstum eine Kompression der Urniere, hebt sie von ihrer Unterlage ab und veranlaßt ein Divergieren der kranialen Enden von der Mittellinie. Die damit eingeleitete Senkung von Urniere mit Keimdrüse relativ zu Achsenskelett und Metanephros vollzieht sich bei Männchen und Weibchen in gleicher Weise, schreitet aber bei ersteren in der Folge rascher vorwärts als bei letzteren. Damit ist der Descensus der Keimdrüsen eingeleitet; der weitere Verlauf ist je nach dem Geschlecht verschieden.

Weibliches Geschlecht.

Aus dem geschilderten primitiven Zustand entwickelt sich mit relativ geringen Veränderungen die bleibende Anordnung beim Weibchen. Da bei den meisten Säugetieren die Ovarien und Tuben ihre ursprüngliche Lage längs zur Körperachse beibehalten, und mindestens ein Teil des Uterus getrennt bleibt, liegt auch kein Grund zur Umgestaltung der Bänder vor. Dieselben werden lediglich verstärkt durch glatte Muskelfasern; solche finden sich in der Leistenfalte und bilden aus dieser das Ligamentum uteri rotundum: die kräftige subseröse Muskelschicht in den Urogenitalfalten, jetzt zu Mesosalpinx und Mesometrium resp. Ligamentum latum geworden, wurde in ihrer Beziehung zur Uterusmuskulatur bereits erwähnt.

Beim Menschen bilden sich in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft ebenfalls glatte Muskeln im Lig. latum und seinen Adnexen, nachdem sich schon vorher die kaudale Keimdrüsenfalte und die Leistenfalte durch einen straffen Bindegewebskern zum Ligamentum ovarii resp. Ligamentum rotundum ausgebildet hatten. Beide inserieren am MÜLLER'schen Gange entsprechend dem ursprünglichen kaudalen Urnierenpol, der späteren Grenze von Uterus und Tube. Die Fasern beider Bänder gehen durch früh entwickelte Muskelstränge ineinander über (BLUMBERG und HEYMANN 1888, WERTH und GRUSDEW 1898).

Kommt auch schon bei Säugetieren, speciell bei denjenigen, die dem Menschen nahestehen, eine Verschiebung der Ovarien kaudalwärts



Fig. 484 a u. b. Beckenorgane menschlicher ♀ Embryonen a) von 4 cm, b) von 12 cm Rumpflänge; Situsansicht von oben (aus NAGEL 1897).

in geringem Grade vor, so ist dieser Descensus beim Menschen ein extremer. Als Momente, die dafür verantwortlich gemacht werden können, müssen außer den allgemeinen Wachstumsverhältnissen der inneren Genitalien und ihrer Nachbarorgane, die mehr und mehr sich zu Ungunsten der ersteren ausgestalten, solche herangezogen werden, die den Menschen vor seinen Verwandten auszeichnen. Darunter sind zu nennen: erstens die metamere Verkürzung des Rumpfskelettes und damit der Leibeshöhle zu Gunsten der Breitenausdehnung insbesondere des Beckens, und zweitens die vollständige Verschmelzung der Urogenitalfalten im Bereiche des Uterus. Dem Zug dieser Falten medianwärts müssen Tube und Ovarium folgen, was zusammen mit dem Wachstum des queren Beckendurchmessers eine Querstellung beider

Organe zur Folge hat (Fig. 484). Der kraniale Pol des Eierstockes und das Fimbrienende der Tube erhalten dabei durch das Zwerchfell-Urnierenband eine dorsale Richtung, so daß sich schließlich Tube und Ovarium schräg von kranial-dorsolateral nach kaudal-medioventral im großen Becken einstellen. Beginn und Ende dieses Descensus ovarii sind nicht genau zu fixieren: der Beginn fällt ca. in den 3. Fötalmonat und zur Zeit der Geburt ist die definitive Lage annähernd erreicht. Ein zeitweiliges Wiederaufsteigen des Ovariums mit Verlängerung des Leistenbandes, ähnlich dem gleichen Vorgang beim männlichen Geschlecht wird durch SOULIÉ (1895) aus dem 3. Monat beschrieben.

Das Zwerchfell-Urnierenband verstreicht in seinem kranialen Abschnitt. In seinem kaudalen Teil nimmt es die Arteria spermatica interna auf und spaltet sich nach Atrophie der Urniere in zwei Schenkel: ein Ligamentum ovario pelvicum zum Ovarium und ein Ligamentum infundibulo pelvicum zur Tube (WIEGER 1885). Das Ligamentum uteri rotundum ist nur in den ersten Stadien des Descensus befähigt, die Dislokation zu unterstützen; später entfernt sich das Ovarium vom Leistenende des Ligamentes, so daß dieses, sich verlängernd, keinen Zug mehr ausüben kann (SOULIÉ 1895). Nahe dem Leistenring erhält das Ligamentum rotundum vom Transversus abdominis aus quergestreifte Muskelfasern (SOULIÉ 1895); im Labium majus ist es rein bindegeweblich.

Die als Diverticulum Nuckii (NUCK 1692) benannte inguinale Bauchfellgrube tritt in keine Beziehung zum Ovarium. Sie bildet sich im 3. Monat ziemlich regelmäßig, verschwindet indessen in der Mehrzahl der Fälle vor der Geburt (SACHS 1887). Ihre höchste Entwickelung erreicht sie im 5.—7. Fötalmonat (NIEMANN 1882).

Eine Reihe von Säugetieren bildet eine Bursa ovarii aus, deren verschiedene Formen zu beschreiben Aufgabe der vergleichenden Anatomie ist (ZUCKERKANDL 1896/97). Zufolge der Anlage der Bänder ist sie im Prinzip bei jedem Säugetierembryo gegeben. Sie wird begrenzt lateral durch Tube und Mesosalpinx, medial durch Ovarium und Mesovarium, kranial und kaudal durch die entsprechenden Keimdrüsenbänder; sie öffnet sich ventral (KLAATSCH 1890). Dadurch, daß das abdominale Tubenende den kranialen Ovarialpol umfaßt, vertieft sich die Tasche (Mensch). Tritt zu höheren Graden dieser Umfassung eine stärkere Ausbildung der Plica peritonealis tubae (siehe Fig. 448), so kann die Bursa bis auf eine kaudale Oeffnung oder auch vollständig geschlossen werden.

Männliches Geschlecht.

Die Wanderung der Keimdrüse ist beim männlichen Geschlecht bei den meisten Säugetieren größer als beim weiblichen, indessen die Bildung der ligamentösen Bauchfellfalten reduziert erscheint.

Figg. 475a p. 794 und 476 p. 798 geben eine Anschauung der primitiven Hodenbänder im Querschnitt. Wir unterscheiden: 1) die Urnierenfalte, die den Mesonephros mit der Leibeswand verbindet und die mit Atrophie der Urniere zum Urnierenligament (Mesepidymis FRANKL's) geworden ist (KLAATSCH 1890). 2) ihre laterale Fortsetzung entsprechend der Tubenfalte des Weibes, die hier

zur Plica deferentialis wird. 3) die Keimdrüsenfalte, mit Atrophie der Urniere und dem Wachstum des Hodens zum kaudal verschmälerten Mesorchium umgestaltet. An den gleichen Figuren wird die Lagebeziehung von Hoden und Mesonephros deutlich. Dem gleichen Zustand entspricht die Ventralansicht der Fig. 483 p. 807.

Diese Verhältnisse von Lagerung und Bändern des Hodens werden von Echidna zeitlebens festgehalten (KLAATSCH 1890); daselbst fehlt auch jede ligamentöse Bildung in der Plica inguinalis und die als Processus vaginalis bekannte Bauchfellgrube. Bei den übrigen Säugetieren unterliegen die Lage und Bänder des Hodens Umwandlungen, die je nach dem Grad des Descensus verschieden sind. Ich verzichte hier auf eine vergleichend-anatomische Zusammenstellung und begnüge mich mit entwickelungsgeschichtlichen Angaben.

Während die anderen Hodenbänder nur insoweit in Betracht kommen, als sie durch Längenwachstum dem Hoden die Bewegung erlauben, spielt das auf Grund der Leistenfalte sich bildende Leitband oder Gubernaculum testis (Fig. 485) beim Descensus eine wichtige Rolle. Es setzt sich aus zwei Teilen zusammen: 1) dem Leistenband, das vom Samenleiter ausgehend, den Kern der Leistenfalte darstellt; 2) dem Conus inguinalis, der am parietalen Ende der Leistenfalte von der Bauchwand gebildet wird (KLAATSCH 1890, FRANKL 1900). Als Fortsetzung des Leitbandes vom Nebenhoden zum Hoden dient das kaudale Hodenband. Die unter 1) und 2) genannten Abschnitte bilden im engeren Sinne das Gubernaculum, das also ausgeht vom Schwanz des Nebenhodens und inseriert an der Bauchwand in der Gegend des inneren Leistenringes (v. KOSTANECKI 1903). Es wird auf seiner, der Bauchhöhle zugewandten Seite von Peritoneum bekleidet und enthält in seinem Innern einen festen Bindegewebsstrang mit glatten Muskeln, die Chorda gubernaculi. Der Conus enthält eingestülpt die Bestandteile der Bauchwand, nämlich: subperitoneal eine Bindegewebsschicht der Fascia transversa, davon umschlossen Muskelbündel des Transversus in Längsrichtung und des Obliquus internus als Ringfasern (KLAATSCH 1890, SOULIÉ 1898, FRANKL 1900). Als Kern des Conus finden wir die bindegewebliche Fortsetzung der Chorda gubernaculi zum subkutanen Bindegewebe. Dieser Conus inguinalis mit seiner Muskulatur entwickelt sich besonders kräftig bei Tieren mit periodischem Descensus testiculorum: Nager, Insectivoren. Dort dient seine Muskulatur als wesentliches ursächliches Moment beim Herabtreten des Hodens (KLAATSCH 1890). Die Tiere mit bleibendem Descensus verhalten sich mit Bezug auf den Conus verschieden. Er ist schwächer ausgebildet bei Prosimiern und Primaten (KLAATSCH, FRANKL; vergl. Fig. 485 vom Menschen) und bei Beuteltieren; er fehlt den Carnivoren und Huftieren (FRANKL).

Bei allen Tieren mit Descensus des Hodens bildet sich, lange bevor der Hoden die Leistengegend erreicht hat, an dieser Stelle der Processus vaginalis peritonaei als Bauchfellgrube, die in ihrem dorsolateralen Abschnitt das inguinale Ende des Gubernaculum resp. dessen Conus inguinalis umfaßt (Fig. 485). Mit Vertiefung des Processus vaginalis werden auch die beiden tieferen Bauchmuskeln vorgedrängt. Der Obliquus externus wird entweder mit ausgestülpt (Nager, FRANKL 1900) oder rarefiziert und im Annulus inguinalis subcutaneus durchbrochen. Die subkutane Fascie folgt als COOPER'sche Fascia cremasterica (COOPER 1832) den austretenden Scheidenhäuten

des Hodens. Vor dem Processus vaginalis ist schon das untere Ende des Gubernaculum resp. dessen Chorda durch die äußere Leistenöffnung ausgetreten (Fig. 485) und hat sich angeheftet im subkutanen Gewebe des Scrotum und mit einem medialen Schenkel am Os pubis. Die letztere, nicht überall vorhandene Insertion verliert sich mit dem Tiefertreten des Processus vaginalis in das Scrotum. Unterdessen

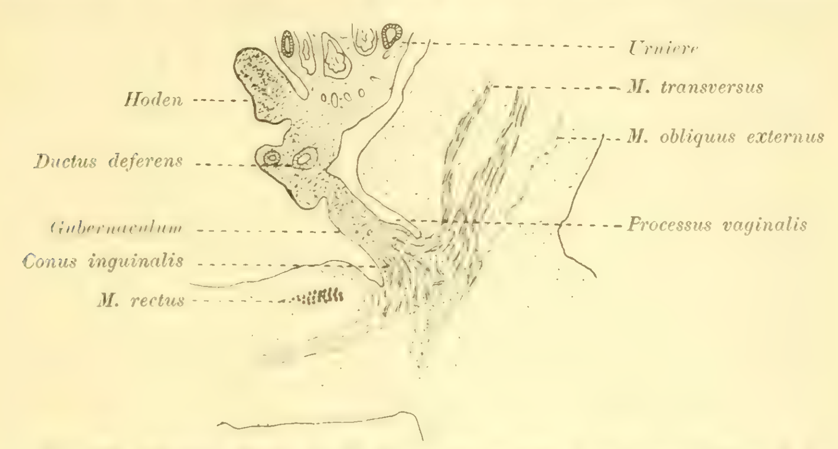


Fig. 485. Schrägschnitt durch die Leistengegend eines menschlichen ♂ Embryo von 28,5 cm St.-Sch.-L. Hoden, Gubernaculum, Processus vaginalis (nach FRANKL 1900).

stülpt sich der Conus vaginalis in seinen peripheren Lagen um, indessen der ventrale Strang der Umstülpung nicht folgt. Durch die Umkehr werden die quergestreiften Muskeln des Conus mit Teilen des Obliquus internus und transversus zum mehr oder weniger selbständigen M. cremaster externus. Die Beteiligung der beiden genannten wechselt mit der Species.

Es lassen sich also bei Bildung des Processus vaginalis zwei Stufen unterscheiden: 1) die primäre Anlage als einfache Bauchfellgrube (Processus vaginalis im engeren Sinn), 2) die sekundäre Vergrößerung dieser Ausstülpung mit Beteiligung der Bauchmuskulatur (Bursa inguinalis, KLAATSCH).

Zur Aufnahme des Processus vaginalis mit Hoden bildet die äußere Haut den Scrotalsack mit der Tunica dartos als Hautmuskulatur. Das Scrotum fehlt den Tieren ohne Descensus; es bildet sich bei einigen Tieren mit periodischem Descensus erst zur Zeit des Austretens des Hodens (Nager: KLAATSCH), bei anderen wieder lange vorher; bei Marsupialen, wo das Scrotum kranial vor dem Penis liegt, bleiben die embryonal getrennten Hälften des Hodensackes auch später zum Teil vollständig voneinander geschieden. KLAATSCH findet in jedem Falle, auch bei den testiconden Monotremen, die Stelle des Fundus des Hodensackes äußerlich ausgezeichnet durch eine als Area scrotalis bezeichnete haarlose, derbe Hautstelle, die er einer Mamilla homologisiert; an dieser Stelle inseriert der Strang des Gubernaculum. Die weitere Embryologie des Scrotum wird bei Besprechung der äußeren Genitalien berücksichtigt.

Sind die Hodenhüllen zur Aufnahme des Hodens in der beschriebenen Weise vorbereitet, so folgt dieser nach. Bei einer Reihe von

Tieren (Klaatsch, Soulié) zerfällt der Descensus in zwei Perioden: zwischen die erste Periode eines provisorischen Descensus bis in die Höhe der Ileosacralverbindung und die zweite des definitiven Austrittes fällt in eine Periode des Wiederaufsteigens mit Längenwachstum des Gubernaculums.

Der Processus vaginalis schließt sich nach Frankl's (1900) Zusammenstellung beim Menschen und einigen Primaten (Gorilla, Hapale: O. Frankl 1900) und bei Petaurus taguanoides (Beuteljunge: Frankl), während er bei den anderen Säugetieren durch einen engeren (übrige Primaten, Prosimiae, Artiodactyla, Carnivora) oder weiteren Kanal (übrige Säuger mit Descensus) mit der Abdominalhöhle in offener Verbindung bleibt. Beim Menschen beginnt der Verschluß bald nach der Geburt in der Gegend des Leistenringes und zugleich entsprechend der Mitte des Samenstranges (Sachs 1887, Frankl 1895). Die vollständige Obliteration im Verlauf des Samenstranges braucht Jahre, ist aber zur Zeit der Pubertät beendet. Teilweise offen gebliebene Stellen können cystisch entarten: Ausbleiben der Involution ist als atavistisch aufzufassen (Soulié).

Im Bereich des Processus vaginalis bildet sich, wie auch an anderen Stellen des Bauchfells, subseröse glatte Muskulatur: M. cremaster internus (Kölliker 1849, Henle 1866).

Der primitive Bandapparat der Keimdrüse erleidet naturgemäß während des Descensus manche Modifikation. Das Mesorchium (s. s. nach Klaatsch-Frankl), welches den Hoden mit dem Nebenhoden verbindet, wird nach Frankl (1900) kurz und breit am Kopf des Nebenhodens, wo es die Urogenitalverbindung enthält: nur bei Monotremen (Ornithorhynchus, Frankl) bleibt es auch am Caput epididymidis lang wie am kaudalen Teil desselben. Der kaudale Abschnitt dieses Ligamentes ist gedehnt bei Marsupialiern, einzelnen Nagern und Pinnipediern. Das Mesorchium in toto wird kurz und somit der ganze Nebenhoden eng mit dem Hoden verbunden bei Raubtieren und Huftieren, Prosimiern und Primaten. Doch bleibt bei vielen, z. B. beim Menschen, die Bucht zwischen Hoden und Nebenhoden auf der lateralen Seite, die Bursa testis, als Sinus epididymidis bestehen. Die kaudale Grenze dieses Sinus wird dargestellt durch das den freien Rand des Mesorchium bildende Ligamentum testis (epididymidis) inferior. Ein etwa vorhandenes Ligamentum epididymidis (superius) entspricht nicht dem kranialen Keimdrüsenband, sondern einer sekundären Verlötungsfalte des Peritoneum am Nebenhodenkopf (Frankl 1900). Durch vollständige Verwachsung von Hoden und Nebenhoden kann der Sinus epididymidis ganz verschwinden bei einzelnen Halbaffen und Affen.

Die primitive Plica deferentialis erhält sich an der lateralen Kante des Nebenhodens als selbständige Falte nur beim Ornithorhynchus (Frankl 1900). Man findet indessen bei vielen Tieren (Marsupialier, Nager, einzelne Prosimier: Frankl) den Ductus deferens auf der medialen Seite der Urnierenfalte und bis zur Blase hin an ein besonderes Mesodeferens geheftet, das nichts anderes ist als die beim descendierten Hoden am Nebenhodenschwanz mit dem Ductus deferens umgeknickte Urogenitalfalte. Bei Carnivoren, Artiodactylen und Primaten fehlt sie.

Das Urnierenband, das mit Umwandlung des Mesonephros zur Mesepididymis (Frankl 1900) geworden ist, bleibt kurz und

breit bei testiconden Säugetieren. Der Descensus der Keimdrüse verlangt Beweglichkeit des Hodens mit Nebenhoden und demzufolge Verlängerung des Urnierenligamentes. Eine lange Mesepididymis müssen die Tiere mit periodischem Descensus zeitlebens behalten. Bei Tieren mit bleibendem Descensus pflegt nach dem Austritt des Hodens die genannte Falte wieder zu verstreichen (Raubtiere, Huftiere, Halbaffen, Primaten). Eine Mesepididymis und damit eine freie Beweglichkeit des Nebenhodens mit Hoden im Scheidensack bleibt bei manchen Beuteltieren bestehen.

Eine besondere Nebenfalte, Gefäßfalte, die sich mit der Mesepididymis vereinigt, wird bei einzelnen Beuteltieren und Zahnarmen durch die Vasa spermatica gebildet.

Das Gubernaculum samt Conus inguinalis verschwindet als besonderes Gebilde bei den meisten Tieren mit definitiv extraabdominalem Hoden, indem sich der Conus ausstülpt und zur weiteren Ausbildung des Processus vaginalis verwendet wird, während die Chorda gubernaculi durch Auflockerung sich auflöst. Beim Menschen erhält sich ein Rest der letzteren als kurze, breite Verbindung von Nebenhodenschwanz und Tunica vaginalis mit dem Fundus des Scrotum. Ebenso verschwindet das Gubernaculum, falls ein solches gebildet wurde, bei Tieren mit definitiv intraabdominalem Hoden, indessen es bei Tieren mit periodischem Descensus, weil funktionierend, in voller Ausdehnung bestehen bleibt.

Erwähnt sei endlich die Anschwellung des Nebenhodenschwanzes zum Bulbus epididymidis an der Anheftungsstelle des Gubernaculums bei Marsupialia, Rodentia, Insectivora, Pinnipedia, Carnivora, Artiodactyla; der Bulbus enthält oft reichlich Fett.

Nachstehend mögen noch einige Angaben über menschliche Verhältnisse Platz finden.

Die Hodenwanderung des Menschen gehört zu den ältesten entwickelungsgeschichtlichen Studienobjekten. Schon Galenus erwähnt sie (citiert nach Haller 1765). Sie war bekannt Vesal (1542–1555), Fallopia (1588), Bauhinus (1590/91) und im 18. Jahrhundert haben sich eine Reihe Forscher damit befaßt. Aus dem Streit der Meinungen bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts kristallisierten sich über den Mechanismus des Descensus die Ansichten heraus: 1) Der Hoden wird von dem ursprünglich hohlen (Camper 1756–1781, Pott 1757, Brugnoni 1788, Langenbeck 1817) oder soliden (Paletta 1777–1791, Wrisberg 1788, Hunter 1802, J. Fr. Meckel 1772—1812) Gubernaculum bei dessen Ausstülpung zum Scheidenfortsatz des Bauchfelles aufgenommen, 2) der Processus vaginalis und das Gubernaculum sind getrennte Bildungen; der Hoden wandert durch Zug oder Entfaltung des letzteren (Vic d'Azyr 1780–1784, Tuminati 1770, Blumenbach 1798, Scarpa und Seiler 1822, Oesterreicher 1830, Rathke 1832). E. H. Weber (1841—1847) will die Scheidenhaut von einer besonderen, in der Bauchmuskulatur entstandenen Höhle ableiten; gleichzeitig gab Beck (1847/48) eine gute Darstellung und Deutung der Hodenhüllen.

Der Hoden behält bis zum Ende des 2. Fötalmonats seine hohe Lage neben der Lendenwirbelsäule bei und gelangt im 3. Monat relativ tiefer bis ins große Becken herunter (Kölliker 1861, Weil 1885). Zu dieser Zeit (Embryo von 28,5 mm, Frankl 1900) hat sich ein Processus vaginalis und ein Leistenband der Urniere gebildet. Indem sich der anfänglich gebildete Processus vaginalis verflacht und und teilweise zum Conus inguinalis einstülpt (Klaatsch 1890), und so das vorher nur aus dem Leistenband bestehende Gubernaculum verlängert, rückt der Hoden wieder etwas nach oben (Grenze des 3. und 4. Fötalmonats: Bramann 1884, Weil 1885, Klaatsch 1890, Soulié 1895). Der Bindegewebskern des Gubernaculum hat schon

früher (siehe Fig. 485, wo bereits der Conus inguinalis in Bildung begriffen ist) die Aponeurose des Obliquus externus durchbrochen, um sich den Weg zum Scrotum zu bahnen. Der eigentliche Descensus beginnt im 6.—7. Monat (Weil 1885, Bramann 1884, Frankl 1900): Der Processus vaginalis vertieft sich durch Wachstum und Ausstülpung des Conus inguinalis bis zum Grunde des Hodensackes (Bramann, Klaatsch, Frankl); die Chorda gubernaculi wird kürzer und

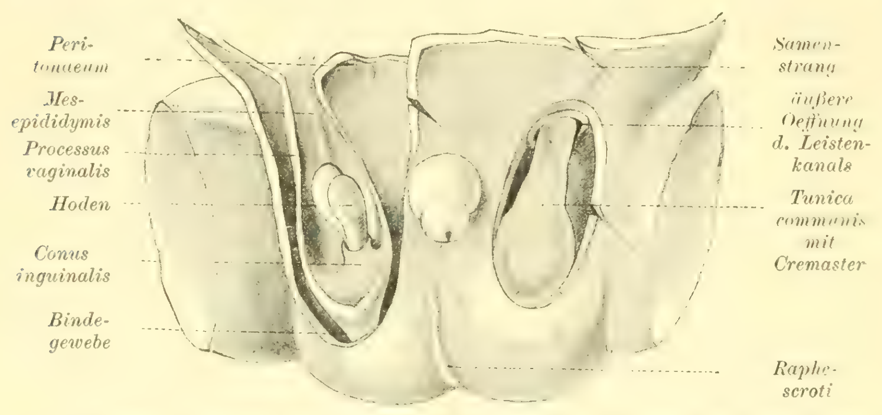


Fig. 486. Descensus testiculorum eines menschlichen Embryo von 25 cm Kopf-Steißlänge (aus Kollmann 1898).

dicker und der Hoden passiert im 6.—10. Fötalmonat den Leistenring. Fig. 486 illustriert diesen Zustand zugleich mit den Hodenhüllen unter Weglassung der musculo-fascialen Tunica vaginalis communis.

Nach dem Vorstehenden sind die Hodenhüllen abzuleiten: a) von der Bauchhaut: Scrotalhaut, Tunica dartos und scrotales Bindegewebe: b) von der Muskelwand des Bauches: die Tunica vaginalis communis (= Fascia transversa) und der sie bedeckende M. cremaster (vom Obliquus internus [Mensch] oder Transversus oder beiden) mit oberflächlicher Fascia cremasterica; c) vom Peritoneum: Tunica vaginalis propria parietalis mit außen darauf gelegenem M. cremaster internus: das viscerale Blatt der Tunica vaginalis propria ist das frühere Keimepithel, also auch cölomatischer Abkunft.

Fragt man nach den Ursachen des Descensus der Hoden, so ist es nicht angängig, dafür ein einziges Moment allein gelten zu lassen. Mit Klaatsch ist anzunehmen, daß die dauernd extraabdominale Lage des Hodens phylogenetisch erworben wurde von Tieren mit periodischem Descensus, und daß bei diesen die Verlagerung auf Muskelwirkung zurückzuführen ist. Ueber die letzten Gründe sind wir aber auch hier nicht genügend aufgeklärt: indessen dürfen wir wohl annehmen, daß Verdrängung der vor der Brunstzeit anschwellenden Hoden durch Nachbarorgane dabei eine Rolle spielt (Klaatsch). Aehnliche direkte Ursachen mögen wohl auch bei Tieren mit definitivem Descensus beteiligt sein, wenn der Hoden, gedrängt durch rasch wachsende Nachbarn im Abdomen, geleitet vom schrumpfenden oder mindestens relativ zum übrigen Körperwachstum sich verkürzenden

Gubernaculum, unterstützt durch den Muskelzug bei Ausstülpung des Conus den Bauchraum verläßt. Mit BRAMANN bin ich der Ansicht, daß neben weiterer Erforschung der vergleichenden Anatomie das Studium des auf Entwickelungshemmung beruhenden Kryptorchismus (Mensch, Pferd) und seiner Ursachen weiteres Licht in diese Fragen bringen wird.

D. Vierte Gruppe: Gemeinsame Entstehung der Ausführungsgänge beider Geschlechter aus Teilen der Urniere.

In diese Gruppe gehören die Selachier ohne die Lämargiden.

12. Ableitungswege der Selachier.

Eileiter.

Die erste Anlage des MÜLLER'schen Ganges ist so eng mit der Entwickelung der Vorniere und des primären Harnleiters verknüpft, daß wir sie gemeinsam mit der Entwickelung dieser besprechen mußten.

Ich bitte deshalb im Abschnitt primärer Harnleiter resp. Urnierengang (p. 239—241) nachzulesen; die Verschmelzung oder Reduktion der Vornierenostien zu einem einzigen habe ich p. 155 dargestellt. Die Verschmelzung der Nephrostome beginnt bei Pristiurusembryonen mit 62 Ursegmentpaaren und ist vollendet auf der rechten Seite frühestens bei Embryonen mit 78 Ursegmentpaaren, spätestens bei Embryonen von 17 mm Länge, auf der linken Seite frühestens bei Embryonen mit 94 Ursegmentpaaren, spätestens bei Embryonen von 9 cm Länge (RABL 1896); das einzig übrig bleibende Vornierenostium wird zum Ostium abdomin. tubae. Diese Tubenmündung verschiebt sich dann im Laufe der weiteren Entwickelung zuerst lateralwärts, dann ventralwärts und schließlich wieder medianwärts bis zur Mittellinie. Hier treffen die beiden Ostien von links und rechts zusammen und verschmelzen zu einer unpaaren Oeffnung. Die Verschmelzung ist keine vollständige, denn mitten durch das Ostium tubae der meisten Weibchen geht eine mehr oder minder stark entwickelte Falte, durch welche die beiden Tubenöffnungen teilweise voneinander geschieden werden (SEMPER 1875). Die Verschmelzung der beiden Vornierenostien tritt nicht ein bei Narcine brasiliensis (SEMPER 1875) und Echinorhinus (TURNER 1875). Die ventrale Mittellinie wird bei Pristiurusembryonen von 25,3 mm erreicht, die Verschmelzung bei solchen von 30—31 mm vollzogen (RABL 1896). Die Wanderung der Vornierenostien, resp. der Tubenmündung kann wohl nicht anders als durch ihre rinnenförmige Abschnürung von der Leibeshöhle erklärt werden. Man sieht wenigstens zur Zeit der Wanderung von dem lateralen resp. ventralen Umfange des Vornierenostiums jedesmal eine Verdickung des Epithels ausgehen (Fig. 465). Die Verlagerung des Ostium abdom. tubae ist also als ein Verschluß der primären Oeffnung und als Angliederung eines kranialen Abschnittes aufzufassen, wobei sich fortwährend ein neues Ostium bildet. Die Verschiebung des Ostiums erfolgt nicht rein lateral, sondern gleichzeitig auch kaudal (VAN WIJHE 1889, RABL 1896); nach VAN WIJHE liegt bei einem Pristiurusembryo von 17 mm Länge mit 104 Ursegmentpaaren (ca. Stad. L von BALFOUR) das Ostium in gleicher Höhe mit dem 6. Spinalganglion, bei einem Embryo von 24 mm Länge (Anfang des Stad. O von BALFOUR) in gleicher Höhe mit dem 8. Spinalganglion

und bei einem solchen von 30 mm in gleicher Höhe mit dem 9.; die Zahlen RABL's sind ähnliche: Embryo von 19 mm Länge Höhe des 6. Spinalganglion, Embryo von 25 mm Länge Höhe des 7., Embryo von

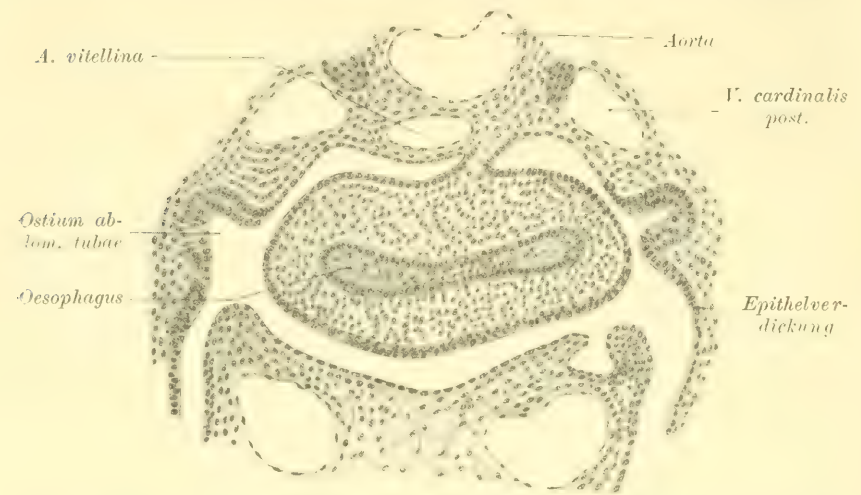


Fig. 487. Schnitt durch das vordere Rumpfende eines 19 mm langen weiblichen Embryos von Pristiurus, nach RABL (1896). Vergr. 140 : 1. — Das Ostium abdominale tubae ist seitwärts verlagert, von ihm aus verläuft ventralwärts eine Epthelverdickung in der Richtung, in welcher später das Ostium tubae wandert.

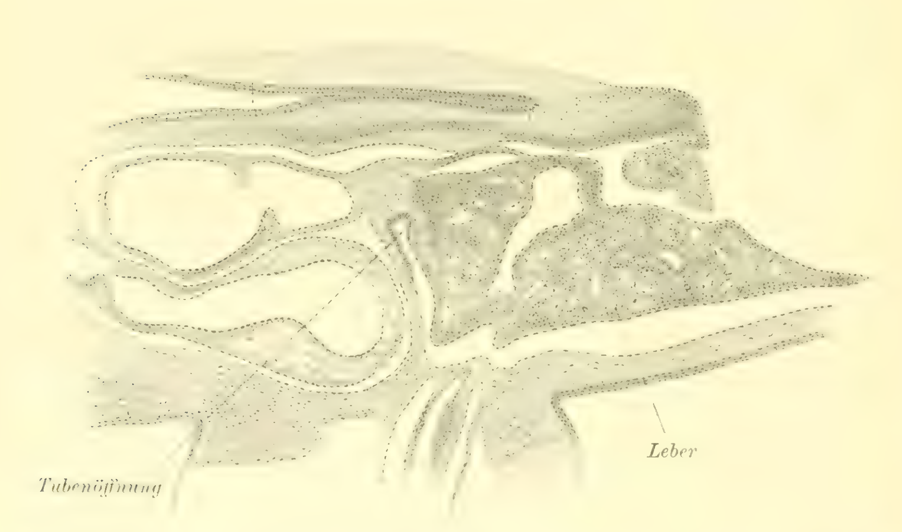


Fig. 488. Teil eines Medianschnittes durch einen 31 mm langen weiblichen Embryo von Pristiurus, nach RABL (1896). — Das Ostium abdominalis tubae hat seine definitive Lage vor der Leber an der hinteren Fläche des Zwerchfelles erreicht. Vergr. 36 : 1.

30 mm Länge Höhe des 9. Spinalganglions, wobei das erste deutliche Spinalganglion in der Höhe des 5. Ursegmentes liegt. Die Lage in der

Höhe des 9. Spinalganglions ist die endgültige (VAN WIJHE 1889). Wichtiger als die Verschiebung zum Ursegment ist die Verschiebung der Lage des Ostiums zu den Baucheingeweiden. RABL (1893) erwähnt in seiner ersten Fortsetzung der Theorie des Mesoderms, daß bei Embryonen mit 63 Ursegmentpaaren die Leberanlage im Bereiche des 4. und 5. und die Pankreasanlage im Bereiche des 6. und 7. Ursegmentes liegen; im Bereiche des 7.—10. Ursegmentes liegt aber die Vorniere. Leber und Pankreas liegen also mit ihrer Darmmündung kranial von der Vorniere, und wenn die vereinigten Ostien der letzteren sich kaudalwärts verlagern, sollte sich die Distanz zwischen beiden noch vergrößern, in Wirklichkeit wachsen aber nach RABL (1896) Leber und Pankreas von ihrer ursprünglichen Anlagestelle mehr und mehr nach hinten und verschieben sich gleichzeitig in toto nach hinten, so daß das Ostium abdom. tubae schließlich kranial von der Leber an die hintere Fläche des Zwerchfells zu liegen kommt (Fig. 488).

Der Eileiter bleibt gewöhnlich paarig, auch wenn das eine Ovarium nicht zur Ausbildung gelangt.

Beim Männchen tritt gleichfalls eine Verlagerung und Verschmelzung beider Tubenostien ein, auch hier kommt die unpaare Oeffnung vor die Leber an die hintere Fläche des Zwerchfelles zu liegen; bei Chimaera monstrosa bleiben nach HYRTL (1853) die beiden Tubenostien des Männchens zeitlebens getrennt.

Weitere Entwickelung der weiblichen Tube.

Die Tube erhält zunächst ein Flimmerepithel (LEYDIG 1852). Bei den lebendig gebärenden Arten, wie Torpedo, Carcharias, Mustelus, Acanthias, Scymnus, bleibt der Abschnitt, welcher als Fruchtbehälter dient, wimperlos. In der Wandung des Eileiters entwickelt sich meist, dem vorderen Ende der Urniere entsprechend, eine Drüse, die Eischalendrüse, welche bei Eier legenden Selachiern, wie Scyllium, Chiloscyllium, Raja, Pristiurus u. s. w., sehr stark entwickelt wird, bei den lebendig gebärenden Arten jedoch auch immer, wenngleich weniger ausgebildet, vorkommt (J. MÜLLER 1845). Die Eischalendrüse wird bald ringförmig angelegt (Acanthias, Scymnus), bald in zwei Lappen gesondert (Rhinobatus, GEGENBAUR 1901). Unterhalb der Eischalendrüse bilden sich im Eileiter verschiedenartige Falten, Zotten und Papillen aus: bei Acanthias sind es dreieckige Papillen, die beim trächtigen Tier nach LEYDIG (1852) zu langen Zotten werden; ähnliche Zotten kommen bei Spinax, Scymnus und Trygon zur Ausbildung; bei Scyllium und Hexanchus finden sich bloß Längsfalten (SEMPER 1875). Bei den lebendig gebärenden Arten dient nur dieser mit Zotten besetzte Abschnitt als Uterus. Eine innigere Verbindung seiner Schleimhaut mit der Dottersackhaut und Eischalenhaut des Eies findet nur bei einigen wenigen Haien, Mustelus und Carcharias, statt.

Urogenitalverbindung der Selachier.

Die Verbindung zwischen dem vorderen Abschnitt der Urniere mit dem Hoden kommt dadurch zu stande, daß die vordersten Urnierensegmente, welche meist keine besondere Differenzierung eingehen, zunächst ihre Verbindung mit der Leibeshöhle verlieren; ihre Trichter schnüren sich von dem Cölomepithel ab und wandeln sich in Bläschen um. Da die Trichter alle unmittelbar an der lateralen

Seite der Basis der Genitalfalte ausmünden, kommen die abgeschnürten Trichterbläschen unmittelbar über die Basis der Genitalfalte und schließlich in dieselbe zu liegen. Die einzelnen hintereinander gelegenen Bläschen vereinigen sich dann untereinander und bilden einen langen Kanal, den Hodencentralkanal. Von diesem wachsen anfangs solide, später sich aushöhlende und untereinander anastomosierende Stränge aus; nach ihrer Lage bald im Innern der Genitalfalte, bald an den Außenseiten derselben bezeichnet man diese Stränge entweder als inneres, oder als äußeres Hodennetz. Beide

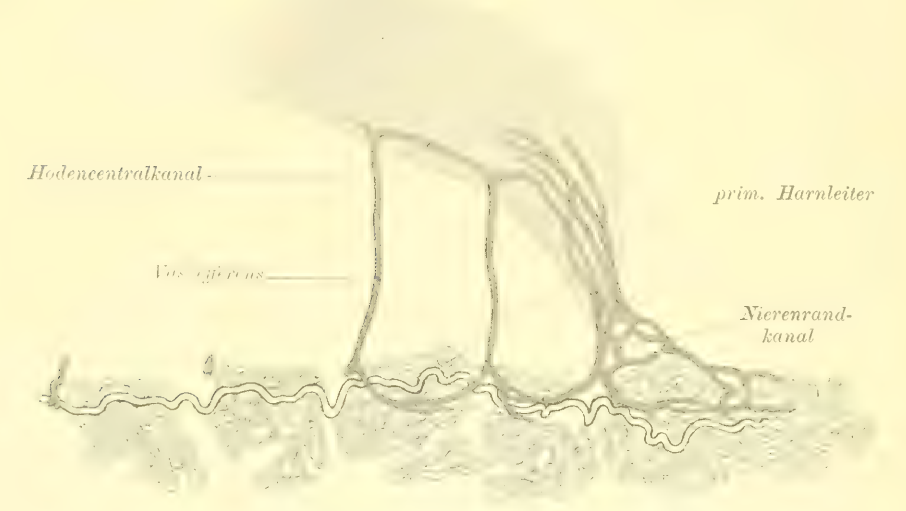


Fig. 489. Das Vorderende der Urniere einer jungen männlichen Scyllium canicula, nach Balfour (1878). — Die Vasa efferentia sind grau gefärbt dargestellt, sie stehen mit dem Urnierenkanälchen in Zusammenhang, an der Urniere sind sie durch den Nierenrandkanal, an dem Hoden durch den Hodencentralkanal vereinigt.

Netzarten können nebeneinander im gleichen Tiere vorkommen und gleichzeitig mit den aus den Vorkeimschläuchen entstandenen Hodenkanälchen in offene Verbindung treten, so daß damit die Kommunikation zwischen Hodenampullen und primärem Harnleiter hergestellt ist.

Die Zahl der Urnierensegmente, welche eine Verbindung mit dem Hoden eingehen, ist bei den einzelnen Selachiern sehr verschieden; ebenso werden gewöhnlich mehr Trichter — bei den Arten mit persistierenden Trichtern — abgelöst, als sich schließlich Nephrostomalkanälchen zum Centralkanal verbinden. Nur ein Vas efferens entwickeln sämtliche Rochen und vielleicht Galeus (Semper 1875), 2 bis 3 Mustelus vulgaris (Semper 1875), 3 Pristiurus melanostomum (Semper 1875), 4—6 Acanthias vulgaris (Semper 1875), 5 Squatina vulgaris (Balfour 1878, nach Semper 1875 sogar 5—7) und Centrina, 6 Scyllium canicula, 8—10 Scymnus lichia (Semper 1875), 9 Centrophorus granulosus. Zur Anlage kommen: bei Acanthias vul-

garis 7, nach HALLER (1901) bei einem 19 cm langen Embryo sogar 9, zur Ausbildung nur 4—6; bei Centrina werden von 7 abgeschnürten Urnierenkanälchen nur 5 zur Bildung von Vasa efferentia verwendet. Es scheinen ferner nicht immer die vordersten Urnierenkanälchen in Vasa efferentia umgewandelt zu werden, denn man trifft sehr häufig vor dem kranialen Pol des Hodens noch ein oder zwei rudimentäre, nicht mit dem Centralkanal in Verbindung stehende Urnierenkanälchen an, so bei Acanthias (HALLER 1901) und Centrophorus granulosus (SEMPER 1875).

Die Ausdehnung des Rete testis und des Centralkanales hängt natürlich von der Zahl der beteiligten Urnierensegmente ab; wo nur eines oder wenige sich beteiligen, nimmt das Rete nur die Basis des kranialen Hodenendes ein, wo zahlreiche Urnierensegmente an seiner Herstellung Anteil nehmen, verläuft es bis fast an das kaudale Hodenende.

Die Abschnürung der Trichter, ihre Vereinigung zu dem Centralkanal und die ersten Anfänge des Hodennetzes erscheinen unmittelbar hintereinander bei Acanthiasembryonen von 6 cm und Mustelusembryonen von 4,0—5,5 cm. Ein 9 cm langer Embryo von Scymnus lichia besaß bereits einen Centralkanal (SEMPER 1875). Die Urogenitalverbindung würde also zu einer Zeit angelegt, wo im Keimepithel eben die Verlagerung der Genitalzellen begonnen hat und von Vorkeimketten und Vorkeimschläuchen noch keine Spur vorhanden ist. Die bei vielen älteren Embryonen sich entwickelnden Hodenkanälchen treffen also an der Basis der Genitalfalte auf ein fertig ausgebildetes, ihnen entgegenwachsendes Hodennetz.

Ob der Centralkanal in seiner ganzen Ausdehnung aus dem Zellenmaterial der Urnierenkanälchen sich zusammensetzt oder ob bei den Formen mit geringer Zahl der Vasa efferentia, wie beispielsweise bei den Rochen und bei Mustelus, auch die Hodenkanälchen sich wenigstens am Bau seines kaudalen Abschnittes beteiligen, ist mit Bestimmtheit nicht zu entscheiden. SEMPER (1875) läßt den hinteren Abschnitt des Centralkanales bei Mustelus sicher aus den Hodenkanälchen hervorgehen.

Neben dem Centralkanal wird ein zweiter Längskanal dadurch gebildet, daß sich die einzelnen zu Vasa efferentia gewordenen Urnierenkanälchen, bevor sie in den Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens einmünden, untereinander verbinden; diesen zweiten Längskanal will ich als Nierenrandkanal bezeichnen (Fig. 489). Dieser Nierenrandkanal ist insofern eine wichtige Einrichtung, als er die einzelnen Vasa efferentia von einer direkten Fortsetzung bis zum primären Harnleiter unabhängig macht, infolgedessen können bei einzelnen Kanälchen, namentlich den kaudalen, die Abschnitte zwischen Nierenrandkanal und primärem Harnleiter zurückgebildet werden; kommen auch noch die entsprechenden Abschnitte zwischen Nierenrandkanal und Hodencentralkanal zur Rückbildung, dann erscheint der Nierenrandkanal als selbständiger Kanal, welcher kaudalwärts frei ausläuft und blind endigt (Scyllium canicula, BALFOUR 1878).

Die Urnierenkanälchen, welche zu Vasa efferentia testis bestimmt sind, erlangen niemals die gleiche Ausbildung wie die hinteren zur Nierenfunktion bestimmten (s. p. 235), ihnen fehlt regelmäßig die für ihre spätere Aufgabe hinderliche Aufknäuelung des absteigenden Schenkels, dagegen kommt es in ihnen nur mit Ausnahme der Rochen

(Semper 1875) zur Ausbildung von Malpighi'schen Körperchen. Bei Scyllium und Pristiurus werden die Malpighi'schen Körperchen später zurückgebildet, als primäre Malpighi'sche Körperchen bleiben sie erhalten bei Centrina und Mustelus (Semper 1875) und ferner bei Squatina vulgaris (Balfour 1878); bei Scymnus und Acanthias werden in den Vasa efferentia neben den primären Malpighi'schen Körperchen auch noch sekundäre entwickelt (Semper 1875).

Das durch Neubildung aus dem Centralkanal hervorgehende Hodennetz ist ein äußeres, d. h. es liegt sowohl an der medialen als an der lateralen Oberfläche der Hodenfalte bei Acanthias, Centrophorus, Squatina, Scyllium und Torpedo, es ist ein inneres und äußeres bei Scymnus lichia (Semper 1875).

Die Urogenitalverbindung bleibt nach Turner (1875) bei Laemargus borealis aus, bei einem Männchen von 6' 1" Länge war keine Spur eines Ductus deferens nachzuweisen, selbst bei forcierter Injektion des primären Harnleiters konnte keine Verbindung mit dem Hoden erzielt werden, es ist deshalb anzunehmen, daß die Samenfäden auf irgend welchem Wege, wahrscheinlich durch Platzen der Wand der Hodenampullen, in die Bauchhöhle entleert werden und aus dieser durch die Pori abdominales nach außen gelangen.

Der Urnierengang wird nach Abspaltung der Nebenharnleiter zum Ductus deferens, er windet sich sehr stark bei Pristiurus, Acanthias und Scyllium, er bleibt ungewunden bei Scymnus lichia und Centrophorus (Semper 1875). Sein am weitesten kaudal gelegener Abschnitt wird durch Faltenbildung der Schleimhaut und Erweiterung des Umfanges zu einem Receptaculum seminis umgestaltet, das meist als Samenblase bezeichnet wird; eine ähnliche Erweiterung findet sich manchmal auch am kaudalen Ende des weiblichen Urnierenganges (Semper 1875). Die Schleimhaut erhebt sich in diesem Abschnitt in Form verschieden hoher, kreisförmiger Falten, durch welche periphere Abschnitte der am jungen Tier ganz ungeteilten Lichtung von dem central durchlaufenden Hohlraum unvollkommen abgesetzt werden, so entstehen ringförmige Taschen, welche als Behälter des Samens dienen und zur Brunstzeit ganz mit Samen gefüllt sind. Neben der durch Erweiterung des unteren Endes des Urnierenganges gebildeten Samenblase kommen (Scyllium canicula) Samenblasen vor, welche als selbständige Gebilde neben dem Samenleiter auftreten und neben diesem in die Kloake münden. Ob diese Samenblasen Balfour's, Semper bezeichnet sie als Uteri masculini (s. p. 241), wirklich Reste des kaudalen Endes des Müller'schen Ganges sind, habe ich oben zweifelhaft gelassen; sicher ist, daß sie zur Brunstzeit mit Samen gefüllt sind und daß sie im Embryo und im jungen Tier noch nicht vorhanden sind (Balfour 1878).

Diejenigen Urnierenkanälchen des vorderen Abschnittes der Urniere, welche nicht zu Vasa efferentia testis werden und doch erhalten bleiben, bilden genau so wie die funktionierenden Urnierenkanälchen des mittleren und hinteren Abschnittes der Urniere nachgebildete Malpighi'sche Körperchen und wohl auch nachgebildete Urnierenkanälchen, sie sind also den als Harnkanälchen funktionierenden Kanälchen vollkommen gleichwertig; ob sie wirklich als Harnorgan funktionieren, ist nicht untersucht worden. Man bezeichnet am besten die Summe dieser Kanälchen als accessorische Drüsen des Ductus deferens.

Eine Urogenitalverbindung kommt bei vielen Weibchen wenigstens zur Anlage, zur Ausbildung und Funktion nur bei Hexanchus, bei dem — wie wir oben gesehen haben — im vorderen Abschnitt des Ovariums voneinander getrennte und durch Vasa efferentia dem primären Harnleiter angeschlossene Hodenknollen vorkommen. Rudimente von blind beginnenden Nephrostomalkanälchen kommen bei Scyllium und Chiloscyllium vor, bei Acanthias und Squatina treiben diese Nephrostomalkanälchen neue Sprossen, welche entweder hohl sind und dann mit kolbenförmigen Anschwellungen endigen, oder solid bleiben, sie breiten sich an der Basis des Mesovariums fächerförmig aus (SEMPER 1875). Bei Galeus kommen in der Basis des Mesovariums mitunter Cysten, von einem, wie es scheint, flimmernden Epithel ausgekleidet, vor, auch sie bringt SEMPER (1875) wohl nicht mit Unrecht mit rudimentären Vasa efferentia in Zusammenhang. Aehnliche Rudimente fand SEMPER auch bei Scymnus lichia.

Schluß-Kapitel.

Theoretische Betrachtungen über das Genitalsystem der Vertebraten.

In diesem Kapitel haben wir noch eine Reihe allgemeiner Fragen zu erörtern: 1. Wie groß war die ursprüngliche Längenausdehnung der Genitaldrüse? 2. Welche Beziehungen bestehen zwischen den Gonaden des Amphioxus und dem Genitalsystem der Vertebraten? 3. Waren die Vertebraten-Vorfahren zwei- oder eingeschlechtlich? und endlich 4. Welche Deutung haben wir den Ableitungswegen (Pori abdominales, Urogenitalverbindung, Ductus deferens und Eileiter) zu geben?

Die Antwort auf alle diese Fragen wird beeinflußt durch die Deutung, welche wir dem Exkretionssystem der Vertebraten geben. Wir haben die Vornierenkanälchen der Cranioten abgeleitet von den Genitalkanälchen der Anneliden (p. 377 u. f.), wir haben weiter den primären Harnleiter in seiner ganzen Länge als ein Sammelrohr aufgefaßt, welches aus der Vereinigung von Vornierenkanälchen hervorgeht. Wir haben weiter das Homologon für dieses Sammelrohr in den Gonodukten der Oligochäten und Hirudineen erblickt (p. 394 u. f.), und endlich haben wir Vornierenkanälchen, Urnierenkanälchen und Nachnierenkanälchen des gleichen Segmentes als Zweige eines Stammes aufgefaßt, Zweige, welche durch Abspaltung der phylogenetisch jüngeren Generation von der phylogenetisch älteren entstanden sind (p. 426). Die Aufstellung aller dieser Theorien hat unsere Auffassung des Genitalsystems im voraus festgelegt.

1. Längenausdehnung und Form der Geschlechtsdrüse.

Wenn die Vornierenkanälchen der Cranioten von den Genitalkanälchen der Anneliden abzuleiten sind, so muß die Rumpfstrecke, über welche sie sich ausbreiten oder ausgebreitet haben, der ursprünglichen Ausdehnung der Genitaldrüse des Vertebraten-Ahnen entsprechen; denn die Entwickelung eines Ausführungsganges, welchem keine Drüse entspricht oder entsprochen hat, wäre sonst zwecklos. Im Kapitel „Mögliche Längenausdehnung der Vorniere“ (p. 375) haben

wir betont, daß die Vorniere bei den meisten Anamniern (Ausnahme: Selachier und Gymnophionen) entlang der ganzen Leibeshöhle angelegt wird, mithin muß sich auch die Geschlechtsdrüse des Vertebraten-Ahnen über die ganze Länge der Leibeshöhle erstreckt haben. Die ursprüngliche Längenausdehnung der Geschlechtsdrüse wird von keinem Vertebraten bleibend festgehalten, ihre Genitaldrüsen sind im erwachsenen Zustande mehr oder weniger reduziert, dagegen kommt sie ontogenetisch in der Anlage zum Vorschein. Ich nehme deshalb an, daß sich die Genitalanlage des Vertebraten-Ahnen über die ganze Leibeshöhle erstreckte, daß diese Ausdehnung von den meisten Vertebraten in der Anlage noch festgehalten, in der Ausbildung aber eingeschränkt wird. Diese Einschränkung wird abhängig sein:

1) von der Zahl und Größe der Rumpfsegmente; je weniger Segmente sich an dem Aufbau des Rumpfes beteiligen, d. h. je größer seine metamere Verkürzung ist, in um so weniger Segmenten wird auch die Geschlechtsdrüse ausgebildet;

2) von der Zahl und Größe der für eine Laichperiode nötigen Eier. Je höher die Zahl derselben und je größer das einzelne Ei, um so mehr Raum wird die Geschlechtsdrüse beanspruchen müssen; die größere Zahl der Eier einer Laichperiode erfordert auch eine Vermehrung der Zahl der Spermatozoen, deswegen gilt diese Abhängigkeit auch für die männliche Keimdrüse;

3) von der Entfaltung anderer Organe innerhalb der Bauchhöhle. Da der Mitteldarm sich windet und große Drüsen entwickelt, der Enddarm gestreckt verläuft und keine großen Drüsen besitzt, so werden die Geschlechtsdrüsen genau so wie die Exkretionsorgane in kranio-kaudaler Richtung auf die hinteren Abschnitte der Leibeshöhle verschoben.

Ein weiteres ist noch zu bedenken: Wenn alle Vornierenkanälchen ursprünglich Genitalkanälchen waren und sich diese über die ganze Leibeshöhle, Segment für Segment, erstreckten, so ist die Ausstattung eines jeden Segmentes mit einem Genitalkanälchen nur dann erklärbar, wenn wir ein jedes Segment als ein von seinen Nachbarn völlig abgeschlossenes, für sich bestehendes Ganzes annehmen. Könnte ein Segment durch eine Verbindung mit Vorgänger oder Nachfolger seine Produkte nach außen entleeren, so wäre ein eigener Ausführungsgang nicht mehr unbedingt notwendig, da ein Ausführungsgang bequem für mehrere untereinander verbundene Segmente funktionieren kann, wie das auch thatsächlich bei den Anneliden der Fall ist. Sind wir aber einmal dazu gekommen, die Leibeshöhle ursprünglich als keine einheitliche Bildung aufzufassen, sondern als ein zusammengesetztes Gebilde, zusammengesetzt aus ebenso vielen, voneinander abgeschlossenen Teilstücken, als Genitalkanälchen vorhanden sind, so muß selbstverständlich auch die Genitaldrüse, welche sich bei allen Wirbeltieren über eine größere Anzahl von Segmenten erstreckt, ursprünglich segmentiert gewesen sein. Die Genitaldrüse des Vertebraten-Ahnen muß sich also über den ganzen Rumpf erstreckt und aus ebenso vielen Teilstücken zusammengesetzt haben, als Rumpfsegmente vorhanden sind.

Ich habe bereits oben erwähnt, daß die Theorie, welche die sekundäre Leibeshöhle der Wirbellosen von den Gonadensäcken der

Acölomaten ableitet, als die zur Zeit bestbegründete angesehen werden muß. Das Mesoderm wäre demnach als ursprüngliche Gonadenwand anzusehen, und diese ursprüngliche Gonadenwand hat im Laufe der Phylogenie die Fähigkeit, Genitalzellen zu bilden, auf bestimmte Stellen ihrer Wand beschränkt. Gehen wir von diesem Gedankengang aus, so besteht zwischen den primären Genitalzellen, welche bei der Furchung ausgeschieden werden und als erste Mesodermzellen aufzufassen sind und zwischen den Genitalzellen, welche durch Umwandlung von gewöhnlichen Cölomzellen entstehen, nur ein zeitlicher, kein genetischer Unterschied. Beide sind Abkömmlinge der Gonadenwand, die primären von deren Bildungszellen, die sekundären von deren ausgebildeten Elementen. Diese theoretische Ableitung der Leibeshöhle des Vertebraten-Ahnen von den Gonadensäcken der Acölomaten findet ihre thatsächliche Stütze in der Entwickelung der Mesodermsäcke des Amphioxus und in der Segmentierung wenigstens der Lichtung der Seitenplatte bei Bdellostoma, wie das neuerdings PRICE (1904) nachgewiesen hat.

2. Beziehungen zwischen den Gonaden des Amphioxus und den Genitaldrüsen der Vertebraten.

Die Nierenkanälchen des Amphioxus können nur den Nephridien der Anneliden entsprechen, die Vornierenkanälchen der Cranioten nur deren Genitalkanälchen resp. den Nephronixien. Wem entsprechen aber die Gonaden des Amphioxus? Sie sind ursprünglich Ausbuchtungen, welche von den Ursegmentstielen gebildet werden, der Oberfläche des Tieres zuwachsen und dort bei jeder Laichperiode eine vorübergehende Oeffnung nach außen gewinnen. In diesem Verhalten gleichen die Gonaden des Amphioxus den Cölomostomen resp. Genitalkanälchen der Anneliden. Auch diese sind trichterförmige Ausstülpungen der segmentierten Leibeshöhle, die nur vorübergehend während der Laichzeit auf die äußere Oberfläche des Tieres ausmünden (p. 379). Ich bin daher geneigt, die Gonaden des Amphioxus mit den Genitalkanälchen der Anneliden zu homologisieren, thue ich das aber, so bin gezwungen, die Gonaden des Amphioxus als gleichwertig den Vornierenkanälchen der Cranioten aufzufassen. Ich komme damit zu einem ähnlichen Resultat wie BOVERI (1892), nur daß ich zum Vergleich nicht das Urnierenkanälchen, sondern das Vornierenkanälchen heranziehe. Besteht diese Beziehung zwischen Amphioxusgonade und Vornierenkanälchen, so werden die Genitalzellen des Amphioxus und die Genitalzellen der Vertebraten an nicht übereinstimmenden Stellen der Cölomwand gebildet. Die Genitalzellen des Amphioxus würden innerhalb der Genitalkanälchen, die Genitalzellen der Vertebraten außerhalb derselben gebildet werden. Zwischen diesen beiden verschiedenen Anlagen würden die Myxinoiden insofern eine Brücke schlagen, als in ihren Vornierenkanälchen nach JOSEF (1903) genitalzellenähnliche Bildungen zu beobachten sind. Wollen wir die Genitaldrüsen der Cranioten von den Gonaden des Amphioxus ableiten, so müssen wir annehmen, daß die Genitalzellenanlage allmählich aus den Genitalkanälchen auswandert und in der Leibeshöhle selbst einen neuen Sitz gewinnt; eine Verschiebung, die thatsächlich noch in der Ontogenie der Selachier nachzuweisen ist; RÜCKERT (1888) hat die ersten Genitalzellen nicht in der allgemeinen Leibeshöhle, sondern in den Urseg-

mentstielen gefunden. Die ausgebildete Genitaldrüse der Selachier liegt aber später innerhalb der Leibeshöhle.

3. Waren die Vertebraten-Vorfahren zwei- oder eingeschlechtlich?

Die Frage nach der eingeschlechtlichen oder zweigeschlechtlichen Ausbildung der Wirbeltierahnen ist eine noch offene. Prüfen wir der Reihe nach die Thatsachen, welche uns zu ihrer Beantwortung zur Verfügung stehen. Die Verhältnisse bei den Anneliden könnten nach beiden Richtungen hin verwertet werden; denn die Polychäten sind meist getrennt geschlechtlich, die Oligochäten ebenso wie fast alle Hirudineen Zwitter. Weiter, das seltene Vorkommen eines Hermaphroditismus im erwachsenen Zustand unter den jetzigen Wirbeltieren würde für eine getrennt geschlechtliche Ausbildung auch des Wirbeltierahnen sprechen. In der That zeigen sich regelmäßig nur unter den Teleostiern (Spariden und Serraniden) ausgebildete Zwitter. Dagegen sprechen für einen hermaphroditischen Zustand des Ahnenorganes zahlreiche ontogenetische Befunde; die Myxinoiden, die Petromyzonten, einzelne Teleostier und die meisten Batrachier zeigen in der Entwickelung neben dem später das Geschlecht bestimmenden Hauptorgan regelmäßig in einem bestimmten Prozentsatz ihrer Embryonen das Organ des anderen Geschlechtes. Die Regelmäßigkeit und Häufigkeit (Myxinoiden und Petromyzonten) dieser Erscheinung zwingt uns förmlich den Gedanken auf, daß hier die Rekapitulation eines phylogenetischen Zustandes vorliegt, der in der Ahnenreihe bestanden haben muß. Die Annahme einer hermaphroditischen Ausbildung des Wirbeltierahnen erhält eine weitere und sehr gewichtige Stütze durch die Thatsache, daß überall da, wo für die männliche und weibliche Keimdrüse besondere Ausführungsgänge geschaffen werden, jeder Embryo regelmäßig einen doppelten (männlichen und weiblichen) Ausführungsapparat besitzt. Die Ausbildung einer Urogenitalverbindung des Weibchens und eines Eileiters des Männchens findet eine befriedigende Erklärung nur im Zwittercharakter der Keimdrüse.

Gestützt auf das regelmäßige und verbreitete Auftreten eines Hermaphroditismus während der Entwickelung und gestützt auf die hermaphroditische Ausbildung des Ausführungsapparates bei den meisten Wirbeltieren halte ich die zweigeschlechtliche Ausbildung des Wirbeltierahnen für sehr wahrscheinlich.

4. Welche Deutung haben wir den Ableitungswegen zu geben?

Wir haben in der Darstellung der Ableitungswege vier Gruppen unterschieden: 1. Unabhängig von der Keimdrüse entwickelte Ableitungswege, gemeinsam für beide Geschlechter (Amphioxus, Myxinoiden, Petromyzonten, Lämargiden); 2. unabhängig von der Keimdrüse entwickelte Ableitungswege, verschieden für beide Geschlechter (Teleostier); 3. selbständige Ableitungswege für das weibliche Geschlecht, Umwandlung von Teilen der Urniere in den Ableitungsweg des männlichen Geschlechtes (Ganoiden, Dipnoer, Amphibien, Amnioten); 4. gemeinsame Entstehung der Ableitungswege beider Geschlechter aus Teilen der Urniere (Selachier).

Unsere Aufgabe muß es sein, diesen verschiedenen Formen einen primären Zustand zu Grunde zu legen, aus dem sie abgeleitet werden können. Dieser primäre Zustand ist für uns zum voraus festgelegt

durch zwei Hypothesen, welche ich im Schlußkapitel des Exkretionssystems entwickelt habe: 1) Die Vornierenkanälchen sind aus Genitalkanälchen der Wirbeltier-Vorfahren entstanden. 2) Die Leibeshöhle war ursprünglich segmentiert, die einzelnen Segmente waren vollständig gegeneinander abgeschlossen und standen jedes durch ein Genitalkanälchen mit der Außenwelt in Verbindung. Aus diesen beiden Hypothesen folgt, daß die Ableitung ursprünglich in folgender Weise vor sich ging: die Geschlechtszellen lösten sich von dem Mutterboden der Gonaden- resp. Leibeshöhlenwand ab, kamen als freie Zellen in die Leibeshöhle zu liegen und wurden durch die Genitalkanälchen nach außen geleitet.

a) Erklärung der Ableitungswege der ersten Gruppe und der weiblichen Ableitungswege der zweiten Gruppe.

Bei den Vertretern der ersten Gruppe — selbständige gemeinsame Ableitungswege für beide Geschlechter — und bei den Weibchen der zweiten Gruppe werden die Geschlechtszellen in letzter Linie von der Leibeshöhlenwand gebildet, lösen sich von derselben, fallen in die Bauchhöhle und werden durch die Pori abdominales nach außen geführt. Die Erklärung dieser Form des Ableitungsweges gipfelt in der Deutung der Pori abdominales, denn alles Uebrige entspricht dem primären Zustand. Die Pori können auf doppeltem Wege erklärt werden, entweder stellen sie die Rekapitulation eines früheren Zustandes dar oder sie sind eine Neuerwerbung. Im ersten Falle können die Pori abdom. nur einem letzten Paar von Genitalkanälchen entsprechen, welches allein im ursprünglichen Dienst des Genitalsystems verharrt, während alle übrigen Genitalkanälchen als Vornierenkanälchen in den Dienst des Exkretionssystems treten. Daß nur ein Paar Genitalkanälchen, und zwar das letzte, seine ursprüngliche Aufgabe weiterführt, kann erklärt werden einmal durch die Bildung der gemeinsamen Leibeshöhle und zweitens durch die kaudale Lage der Geschlechtsdrüse: die Bildung der einheitlichen Leibeshöhle ermöglicht das Genügen eines Paares von Genitalkanälchen und die Lage der Keimdrüse bedingt, daß eines der am weitesten kaudal gelegenen Paare zu diesem Zwecke ausgewählt werden muß. Die Möglichkeit einer Ableitung der Pori abdom. von Genital- resp. Vornierenkanälchen, welche zum erstenmal von WEBER (1887) versucht wurde, muß also zugegeben werden. Allein es sprechen gewichtige Gründe gegen diese Ableitung. Sind die Pori Genitalkanälchen, so müssen sie ontogenetisch als Vornierenkanälchen erscheinen. Nun sehen wir zwar, daß die Anlage der Vornierenkanälchen sich sowohl bei den Myxinoiden als bei den Petromyzonten bis zum hinteren Leibeshöhlenende erstreckt; sämtliche Vornierenkanälchen vereinigen sich aber zur Bildung des Sammelrohres und dieses Sammelrohr bricht in die Kloake durch. Wir müßten, um die Pori abdom. von Vornierenkanälchen ableiten zu können, uns zu der weiteren Annahme verstehen, daß das letzte oder die beiden letzten Vornierenkanälchen sich nicht an der Bildung des primären Harnleiters beteiligten, sondern selbständig nach außen und zwar nicht in die Kloake, sondern auf die äußere Oberfläche des Tieres durchbrächen. Die Ontogenie sowohl der Myxinoiden als der Petromyzonten zeigt aber, daß sämtliche Vornierenkanälchen sich an der Bildung des primären Harnleiters beteiligen, und daß sämtliche Kanälchen der Kaudalregion zurückgebildet werden, sie zeigt

ferner, daß die Pori neu gebildet werden und zwar sehr spät. Nun sind solche Ergebnisse der Ontogenie für phylogenetische Ableitungen mit Vorsicht aufzunehmen, es spricht aber ferner gegen die Ableitung der Pori abdom., von Vornierenkanälchen ihre Mehrzahl, wir haben oben festgestellt, daß wir gezwungen sind, neben zwei mittleren zwei seitliche Pori anzunehmen. Wir müßten also die Erhaltung von im ganzen vier kaudalen Vornierenkanälchen annehmen, die dann einer ganz merkwürdigen Lageverschiebung unterlägen. Weiter spricht gegen die Ableitung die Vereinigung des mittleren Paares zu einem unpaaren Porus. Halten wir die Pori für eine Neuerwerbung, entstanden durch das selbständige Auswachsen des hinteren Leibeshöhlenendes, so macht uns die Unpaarigkeit keine theoretischen Schwierigkeiten, denn die teilweise Rückbildung des Mesenterium dorsale ist eine nicht bloß bei den Tieren dieser Gruppe leicht zu konstatierende Tatsache; mit ihr wäre die unpaare Bildung sofort erklärt. Halten wir dagegen die Pori für Vornierenkanälchen, so müssen wir neben der Rückbildung des Mesenterium dorsale eine totale Vereinigung der paarig angelegten Kanälchen voraussetzen. Als letzter Grund endlich, der gegen eine Ableitung der Pori vom Exkretionskanälchen spricht, ist ihr gleichzeitiges Vorkommen mit funktionierenden Ableitungswegen, welche aus Teilen des Exkretionssystems entstanden sind (Selachier, Ganoiden). Das Ergebnis dieser Erörterung muß sein: nach unseren heutigen Kenntnissen ist eine Ableitung der Pori abdom. von Vornieren- resp. Genitalkanälchen nicht möglich, die Pori sind selbständige, auf unbekanntem Wege neu erworbene Bildungen, die ursprünglichen Ableitungswege dagegen sind vollständig in den Dienst des Exkretionssystems übergetreten und beteiligen sich nicht mehr an der Bildung der Geschlechtsdrüsenausführwege.

Wie diese Neuerwerbung vor sich gegangen ist, darüber kann ich nur eine Vermutung bieten. Die Umwandlung eines Teiles der Leibeshöhle zu einem Gebilde, welches durch die Gewinnung einer besonderen Ausmündung nach außen eine gewisse Selbständigkeit zeigt, läßt sich am ehesten noch mit der stark reduzierten Bildung eines Nierenrandkanales vergleichen, der gleichfalls ein Abkömmling der Leibeshöhle ist und gleichfalls seine Selbständigkeit durch Erwerbung einer besonderen Ausmündung nach außen beweist. Die Begründung meiner Vermutung kann ich erst geben, wenn wir die Hypothesen über die Ableitung der einzelnen Ductus deferentes besprochen haben (s. p. 830).

b) Ableitung der Urogenitalverbindung und des Ductus deferens der Teleostier und einiger Ganoiden.

Die Urogenitalverbindung gelangt bei beiden Geschlechtern zur Anlage, aber nur beim männlichen zur Ausbildung. Das Wesen der Urogenitalverbindung des Männchens besteht in folgendem: 1) Zwischen einem Teil der Urnierenkanälchen und den Bildungsstätten der Spermatozoen, den Hodenfollikeln, werden Verbindungskanäle, Vasa efferentia entwickelt. 2) Die so ausgezeichneten Urnierenkanälchen treten samt dem primären Harnleiter vollständig in den Dienst des Geschlechtsapparates über. 3) Zwischen den quer verlaufenden Vasa efferentia bildet sich eine Längskommissur aus, der Nierenrandkanal, welcher als zweiter Längskanal neben und parallel dem Ductus deferens verläuft.

Die Entwickelung der Urogenitalverbindung, wie wir sie oben im

einzelnen kennen lernten, läßt ihre Entstehung aus zwei verschiedenen Quellen erkennen, einmal aus dem Keimepithel und zweitens aus den Kapseln der MALPIGHIschen Körperchen der Urniere oder der Kapsel benachbarten Teilen des Urnierenkanälchens: den Keimepithelanteil der Vasa efferentia will ich als ihren Genitalabschnitt, den Urnierenanteil als Urnierenabschnitt bezeichnen. Beide Abschnitte entwickeln Selachier und Amphibien, nur den Genitalabschnitt entwickeln die Säuger und zwar unter Rückbildung des Urnierenabschnittes. Nur den Urnierenabschnitt entwickeln — vielleicht unter Rückbildung des Genitalabschnittes — Reptilien und Vögel; unbekannt sind die Verhältnisse bei Ganoiden und Dipnoern.

Bei dem Vergleich der Urogenitalverbindung mit dem von uns als primär angenommenen Zustand der Ableitungswege fällt bei beiden sofort die Verwendung von Kanälen des Exkretionssystems ins Auge. Bei dem primären Zustand sind es allerdings Vornierenkanälchen, resp. Genitalkanälchen, bei der Urogenitalverbindung Urnierenkanälchen, welche sich an der Herstellung der Ableitungswege beteiligen. Diese Differenz ist aber theoretisch keine sehr große, denn wir haben den primären Harnleiter in seiner ganzen Länge als Sammelrohr aufgefaßt; das Sammelrohr entsteht aber aus der Vereinigung der Vornierenkanälchen, mithin beteiligen sich Vornierenkanälchen in der Gestalt des primären Harnleiters an dem Aufbau der Urogenitalverbindung. Ferner sind Vornierenkanälchen und Urnierenkanälchen Zweige des gleichen Stammes; ein Vornierenkanälchen ist zusammengesetzt aus Hauptkanälchen und Ergänzungskanälchen, das gleiche ist beim Urnierenkanälchen der Fall; während Vornierenhauptkanälchen und Urnierenhauptkanälchen neuerworbene differente Bildungen sind, ist das Ergänzungskanälchen das gleiche Gebilde, es ergänzt sowohl das Vornieren- wie das Urnierenhauptkanälchen und ist eine bereits vorhandene Bildung, welche aus dem lateralen Abschnitt des Ursegmentstieles hervorgeht; dieser Abschnitt, sei er nun manifest oder latent, bildet den Ausgangspunkt für die Anlage des Urnierenteiles der Vasa efferentia. Wir dürfen also in der Benutzung von primärem Harnleiter und Urnierenkanälchen zur Ableitung der Geschlechtsprodukte die Rekapitulation eines früher bestandenen Zustandes erkennen. Dieser Zustand ist aber in der Urogenitalverbindung insofern abgeändert worden, als bei ihr die Geschlechtsprodukte nicht mehr in die Leibeshöhle ausgeschieden werden und von hier in die Harnkanälchen gelangen, sondern daß besondere Ableitungskanäle, die Vasa efferentia, die Verbindung zwischen Hodenfollikel und Urnierenkanälchen herstellen. Die Vasa efferentia stellen also eine Neuerwerbung dar, welche der Erklärung bedarf.

So leicht das physiologische Prinzip für die Herstellung dieser Verbindung festzustellen ist, in der durch sie geschaffenen Sicherheit, daß alle Spermatozoen auch wirklich der Kloake und damit dem Begattungsorgane zugeführt werden und keines mehr in der Leibeshöhle sich verirren kann, so schwer ist die phylogenetische Ableitung. Man hat zunächst die topographische Lagebeziehung zwischen Genitalfalte und Nephrostomen der Urniere in Betracht gezogen. Die Genitalfalte entwickelt sich unmittelbar medial von der Linie der Nephrostomata der Urniere, sie wächst in den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle ein und grenzt so einen Leibeshöhlenanteil zwischen ihr und der Radix mesenterii unvollkommen von der übrigen Leibeshöhle ab. KERR (1901)

hat deshalb angenommen, daß die Vasa efferentia aus dem völligen Abschluß des durch die Genitalfalte unvollkommen abgegrenzten dorsalen Leibeshöhlenabschnittes hervorgehen. Die Annahme ist aber nicht gut denkbar; denn aus diesem Abschnürungsprozeß würde nicht eine Summe von einzelnen Kanälchen, sondern eine einzige Kammer hervorgehen; wir kennen ja die Ontogenie der äußeren Vornierenkammer und wir sehen sie bei Ganoiden, Myxinoiden, Petromyzonten und Amphibien immer nur als einheitlichen Raum entstehen; die äußere Vornierenkammer entsteht aber aus einem ähnlichen physiologischen Bedürfnis und unter gleichen Verhältnissen wie die Vasa efferentia. Dagegen wäre meines Erachtens eine andere Ableitung möglich. Wir sehen aus der Ontogenie der Urogenitalverbindung, daß sie aus doppelter Quelle hervorgeht, aus dem Keimepithel und aus den Malpighi'schen Körperchen der Urniere; würden wir annehmen, daß an der Stelle, wo beide Abschnitte eines Vas efferens zusammentreffen, sich der Nierenrandkanal entwickelt, so hätten wir in dem ontogenetischen Vorgang vielleicht die Palingenese eines phylogenetischen Vorganges vor uns; der Nierenrandkanal geht aus der Abkammerung des dorsalen Leibeshöhlenabschnittes zwischen Genitalfalte und Mesenterium hervor. In diesen Abschnitt münden von der Genitalfalte her die Stränge des Keimepithels, von der Urniere her die Ergänzungskanälchen ein; der phylogenetisch durch Abschnürung der übrigen Leibeshöhle selbständig gewordene Nierenrandkanal entsteht ontogenetisch durch rinnenförmige Abschnürung von der Leibeshöhle oder durch Anastomosenbildung zwischen den aus Teilen der Leibeshöhle hervorgegangenen Ergänzungskanälchen. Für diese Hypothese würde sprechen die Selbständigkeit der drei Komponenten der Urogenitalverbindung: Genitalabschnitt, Nierenrandkanal und Urnierenabschnitt. Wir haben oben festgestellt, daß es Urogenitalverbindungen giebt, welche nur aus dem Genitalabschnitt bestehen (Säuger) und wieder andere, welche ihren Ursprung lediglich dem Urnierenabschnitt verdanken (Reptilien, Vögel); beide Abschnitte sind also unabhängig voneinander. Auch der Nierenrandkanal zeigt sich unabhängig vom Genitalabschnitt und Urnierenabschnitt der Efferentia; er kann sich über eine viel größe Rumpfstrecke ausdehnen als diese beiden Teile der Efferentia (Selachier) und kann selbständig in die Kloake durchbrechen (Teleostier, Polypterus und Calamoichthys). Mit diesem Deutungsversuch lassen sich die Urogenitalverbindungen der Ganoiden, Dipnoër, Selachier, Amphibien und Amnioten aus dem primären Zustande ableiten. Die Ableitung setzt nur voraus, daß sich ursprünglich sämtliche Exkretionskanälchen an der Urogenitalverbindung beteiligen; mit dieser Annahme stimmt überein, daß noch bei den Ganoiden eine ungewöhnlich große Zahl von Efferentia entwickelt wird; bei Lepidosteus zählten Balfour und Parker (1882) 40 bis 50 Efferentia; mit dieser Annahme stimmt ferner überein, daß die angelegte Zahl der Efferentia stets größerer ist als die Zahl der funktionierenden und daß sich rudimentäre Anlagen häufig entlang der ganzen Urniere vorfinden. Die geringe Zahl der Efferentia, welche die meisten Vertebratenklassen zeigen, ist also eine Reduktionserscheinung, dabei kann die Reduktion ganz verschiedene Abschnitte betreffen, in der großen Mehrzahl der Fälle werden die hinteren Efferentia (Selachier, Amphibien, Amnioten), in anderen Fällen die vorderen (Dipnoër) zurückgebildet; bei Protopterus haben wir sogar nur ein Vas efferens erhalten, welches mit dem am weitesten

kaudal gelegenen Urnierenkanälchen in Verbindung steht. Auch diese Tatsache, daß bei der einen Vertebratenklasse die Efferentia mit den vordersten, bei der anderen mit den am weitesten kaudal gelegenen Urnierenkanälchen in Verbindung stehen, spricht für eine ursprüngliche Längenausdehnung der Urogenitalverbindung über die ganze Länge des Exkretionsorganes.

Hier ist auch die Stelle, wo wir auf eine besondere Deutung des Ductus deferens der Teleostier einzugehen haben, auf die ich weiter oben (s. p. 669) verwiesen habe. Um den Ductus deferens der Teleostier zu erklären, müssen wir uns die Verhältnisse bei Ganoiden und Dipnoern in das Gedächtnis zurückrufen. Wir können uns, wie das bereits Kerr (1901) getan hat, aus ihren Vertretern eine Reihe zusammenstellen, welche lückenlos von der bekannten Form der Urogenitalverbindung bis zum Ductus deferens der Teleostier reicht. Unter den Ganoiden besitzen Lepidosteus, die Acipenseriden und Amia die gewöhnliche Urogenitalverbindung; sie bedarf keiner weiteren Erklärung. Bei den Dipnoërn besteht, wie wir oben gesehen haben, der Ductus deferens aus einem testikulären und extratestikulären Teil. Der testikuläre Teil nimmt die Samenkanälchen auf, die letzteren würden dem Genitalabschnitt der Efferentia entsprechen; eine Verbindung des testikulären Abschnittes mit Urnierenkanälchen oder dem primären Harnleiter ist nicht vorhanden. Der extratestikuläre Abschnitt, welcher vom kaudalen Pol des Hodens bis zur Kloake verläuft, steht selbstverständlich mit keinem Hodenkanälchen in Zusammenhang, hier würden also die Genitalabschnitte der Vasa efferentia fehlen; dafür ist der extratestikuläre Abschnitt mit Urnierenkanälchen vereinigt und diese Vereinigung würde dem Urnierenabschnitt der Vasa efferentia entsprechen. Bei Lepidosiren haben wir 5—6 Vasa efferentia (Urnierenabschnitte), welche den extratestikulären Teil des Ductus deferens mit der Urniere verbinden, bei Protopterus haben wir nur noch ein einziges Vas efferens (Urnierenabschnitt), welches diese Verbindung, und zwar mit dem letzten Urnierenkanälchen, aufrecht erhält. Bei zwei weiteren Ganoiden, Polypterus und Calamoichthys, existiert kein besonderer Ductus deferens, an seiner Stelle liegt in der Fortsetzung der Genitalfalte ein Kanalnetz, welches weder mit dem primären Harnleiter, noch mit einem Urnierenkanälchen in Verbindung steht, und welches selbständig in die Urethra mündet, einen Abschnitt, welcher ursprünglich nichts mit dem Exkretionssystem zu tun hat, da er wahrscheinlich aus der Kloake entsteht. Diese Ductus deferentes der Ganoiden und Dipnoer kann man wohl nicht gut anders erklären, als daß man sie als Nierenrandkanäle auffaßt, welche in ihrem kranialen Abschnitt durch Genitalabschnitte der Efferentia mit dem Hoden, in ihrem kaudalen Abschnitt durch Urnierenabschnitte der Efferentia mit der Urniere in Verbindung stehen. Wir haben also bei Ganoiden und Dipnoern eine ganze phylogenetische Reihe vor uns. An dem einen Ende dieser Reihe steht Lepidosteus, der durch 40—50 Efferentia mit der Urniere in Verbindung steht, am anderen Ende zunächst Protopterus, der nur noch durch ein ganz kaudal gelegenes Vas efferens diese Verbindung aufrecht erhält. An Protopterus schließen sich weiterhin Polypterus und Calamoichthys an, bei denen auch diese letzte Verbindung zwischen Nierenrandkanal und Urniere verloren gegangen ist, der Nierenrandkanal ist selbständig geworden und gewinnt seine eigene Oeffnung in die Kloake. Damit sind wir aber bei

den Verhältnissen der Teleostier angelangt: denn ihr Ductus deferens gleicht völlig dem von Polypterus und Calamoichthys, wir haben hier nur noch einen Nierenrandkanal, welcher in einen testikulären und extratestikulären Abschnitt zerfällt. Der testikuläre Abschnitt steht noch durch die Genitalabschnitte der Vasa efferentia mit den Hodenfollikeln in Verbindung, im Bereiche des extratestikulären Abschnittes ist weder ein Genitalabschnitt, noch ein Urnierenabschnitt erhalten geblieben und der Nierenrandkanal gewinnt eine eigene Mündung nach außen.

Mit diesen theoretischen Auffassungen kommen wir zu einer neuen Auffassung des Ductus deferens der einzelnen Vertebratenklassen.

Ganoiden: Bei Lepidosteus haben wir alle drei Abschnitte der Urogenitalverbindung entwickelt, Genitalabschnitt und Urnierenabschnitt der Efferentia einerseits, Nierenrandkanal andererseits. Der Nierenrandkanal funktioniert hier nur als eine Längskommissur zwischen den einzelnen Efferentia, der eigentliche Ductus deferens ist der primäre Harnleiter. Bei Polypterus und Calamoichthys haben wir von der Urogenitalverbindung nur noch den Genitalabschnitt der Efferentia und den Nierenrandkanal entwickelt: die Verbindung zwischen Nierenrandkanal und Urniere, der Urnierenabschnitt der Efferentia, kommt nicht zur Ausbildung, infolgedessen funktioniert hier der Nierenrandkanal als Ductus deferens, der primäre Harnleiter hat mit der Samenableitung nichts mehr zu tun.

Dipnoer: Bei den Dipnoern kommen noch alle drei Abschnitte der Urogenitalverbindung zur Entwickelung, Genitalabschnitt und Urnierenabschnitt der Efferentia und Nierenrandkanal. Die Genitalabschnitte beschränken sich aber auf den vorderen, die Urnierenabschnitte der Efferentia auf den hinteren Teil des Nierenrandkanals, der Nierenrandkanal funktioniert hier bereits als Ductus deferens und nur ein kleiner Abschnitt des primären Harnleiters kaudal von der Einmündungsstelle des letzten Vasa efferens beteiligt sich an der Samenableitung.

Bei Amphibien und Amnioten kommt zwar die Urogenitalverbindung in ihren drei Teilen noch zur Anlage, der Nierenrandkanal wird aber entweder vollständig zurückgebildet oder bleibt nur für eine ganz kurze Strecke erhalten, so daß der primäre Harnleiter die gesamte Samenableitung übernehmen muß.

Bei den Selachiern haben wir wieder alle drei Abschnitte, Genitalabschnitt, Nierenrandkanal und Urnierenabschnitt entwickelt. Der primäre Harnleiter funktioniert als Samenleiter, neben ihm kann aber ein außerordentlich langer Nierenrandkanal persistieren.

Wir haben also in dem, was wir bis jetzt als Ductus deferens der einzelnen Wirbeltiere zu bezeichnen gewohnt sind, zwei ganz verschiedene Bildungen vor uns: der eine Ductus def. entsteht aus dem primären Harnleiter, der andere aus dem Nierenrandkanal. Da es angezeigt ist, diese zwei verschiedenen Ductus auch durch den Namen auseinanderzuhalten, schlage ich vor, den Samenleiter, welcher aus dem primären Harnleiter hervorgeht, den primären Ductus deferens und den Samenleiter, welcher aus dem Nierenrandkanal hervorgeht, den sekundären Ductus deferens zu nennen.

c) Ableitung des Eileiters.

Der Eileiter tritt ontogenetisch in 4 verschiedenen Formen auf. Er entsteht 1) durch Abspaltung vom primären Harnleiter (Selachier).

2) aus einer Rinnenbildung im Epithel der Genitalfalte und zwar entlang ihrer ganzen Länge (Teleostier), 3) durch Abkammerung des dorsalen Leibeshöhlenabschnittes lateral und entlang der ganzen Genitalfalte (Teleostier) und endlich 4) durch eine Rinnenbildung im Epithel der dorsalen Leibeswand lateral der Genitalfalte und entlang ihrem kranialen Abschnitt, und weiterhin durch selbständiges kaudalwärts gerichtetes Wachstum des aus dieser Rinnenbildung hervorgegangenen Rohres (Amphibien und Amnioten). Unbekannt ist die **Eileiterentwickelung der Ganoiden und Dipnoer.**

Wenn wir uns in das Gedächtnis zurückrufen, daß ursprünglich die Vornierenkanälchen ausführende Genitalkanälchen waren, und der primäre Harnleiter einem die Genitalkanälchen vereinigenden Gonodukt entsprach, so ist die ontogenetische Entwickelung des Eileiters aus dem primären Harnleiter phylogenetisch am leichtesten zu erklären. Der primäre Harnleiter hätte neben der neu erworbenen Aufgabe, die Exkrete des Körpers auszuführen, die alte beibehalten, den Erzeugnissen der Geschlechtsdrüsen als Ableitungsweg zu dienen. Um diesen beiden Aufgaben gerecht zu werden, hat er sich schließlich in 2 Gänge gespalten, den Urnierengang, welcher Harnleiter wird, und den MÜLLER'schen Gang, welcher Eileiter bleibt. Diese phylogenetische Ableitung, welche zuerst von GEGENBAUR (1870) versucht wurde, erscheint auf den ersten Blick außerordentlich einleuchtend und doch enthält sie, wie wir gleich sehen werden, ihre Schwierigkeiten. Zunächst ist festzustellen, daß ontogenetisch diese Ableitung nur durch eine Wirbeltierklasse, die Selachier, gestützt wird. GEGENBAUR glaubt zwar in dem Verhalten des Eileiters der Ganoiden eine weitere Stütze für seine Hypothese zu finden. Bei den Ganoiden beginnt, wie wir oben gesehen haben, der Eileiter mit einem Ostium abdominale und mündet in den primären Harnleiter ein. GEGENBAUR schließt aus diesem Verhalten, daß der Eileiter der Ganoiden genau so entstanden ist, wie der Eileiter der Selachier, nämlich durch Abspaltung vom primären Harnleiter, nur daß hier die Abspaltung nicht bis zum kaudalen Ende des primären Harnleiters fortschritt und infolgedessen die Einmündung noch in den primären Harnleiter selbst erfolgte, er glaubt deswegen, den Eileiter der Selachier mit dem Eileiter der Ganoiden homologisieren zu können. Diese Homologisierung ist nach unseren neueren Kenntnissen nicht mehr möglich. Das Ostium abdom. des Ganoideneileiters entspricht nicht dem Ostium abdom. des Selachiereileiters; das letztere entsteht aus der Vereinigung der Vornierennephrostome, das erstere hat mit den Vornierennephrostomen nichts zu thun, selbst im günstigsten Falle, repräsentiert durch Amia, liegt das Ostium abdom. in der Mitte der Leibeshöhle, bei allen übrigen Ganoiden noch viel weiter kaudalwärts, manchmal erst unmittelbar in gleicher Höhe mit der mesodermalen Harnblase (s. p. 749). Auch GEGENBAUR (1904) ist diese Differenz nicht entgangen, und er versucht sie dadurch zu beseitigen, daß er bei den Ganoiden eine Art von Kaudalisierungsprozeß der Vorniere annimmt. Die Thatsachen, welche wir oben über die Rückbildung der Ganoidenvorniere (s. p. 145) festgestellt haben, machen diese Annahme unmöglich. Die Vorniere bleibt auch während der Rückbildung an Ort und Stelle und geht in ein lymphoides Organ über, welches stets seine Lage kranial von der Urniere beibehält. Damit ist zunächst die Unmöglichkeit dargethan, die beiden Ostia abdominalia der Ganoiden und Selachier miteinander

zu vergleichen. Das Gleiche gilt aber für die Einmündung des Ganoideneileiters in den primären Harnleiter. Diese Einmündungsart ist ein Endzustand, der selbstverständlich auf verschiedenem Wege erreicht werden kann. Es ist keine Tatsache bekannt, die sich im Sinne einer unvollständigen Abspaltung des Ganoideneileiters vom primären Harnleiter verwerten ließe, dagegen meldet LEBEDINSKY (1895) von einer weiblichen Calamoichthyslarve und JUNGERSEN (1889) von einem männlichen jugendlichen Acipenser, daß die Eileiter blind endigen; beide Thatsachen lassen sich wohl kaum anders gebrauchen, als in dem Sinne, daß die Vereinigung zwischen Eileiter und primärem Harnleiter eine sekundäre ist, das würde aber der GEGENBAUR'schen Hypothese vollständig widersprechen.

Hierzu kommen die Verhältnisse bei Lepidosteus. Dieser Ganoid hat einen Eileiter, der überhaupt kein Ostium abdominale besitzt, der genau so gebaut ist, wie ein Teleostiereileiter, indem er die Fortsetzung eines ovarialen Eileiters darstellt. Da wir wissen, daß dieser ovariale Eileiter des Lepidosteus wenigstens in seinem kranialen Abschnitt als parovarialer Eileiter entsteht, so würde in den Verhältnissen des Lepidosteus nicht ein Anschluß an die Selachier, sondern an die Teleostier gegeben sein. Diese Verhältnisse der Selachier stehen also in der ganzen Vertebratenreihe vereinzelt da.

Eine weitere Schwierigkeit für die Ableitung des Selachiereileiters von dem primären Zustand liegt in der Entwickelung einer Urogenitalverbindung auch beim weiblichen Geschlecht und dem Auftreten eines Eileiters beim Männchen. Wenn wir den primären Harnleiter in den Ductus deferens des Männchens übergehen lassen, so können wir nicht auch noch den Eileiter als eine primäre Bildung, gleichfalls aus dem primären Harnleiter hervorgegangen, ansprechen. Dieser Widerspruch ist aber lösbar. Wenn wir, wie wir das oben gethan haben, annehmen, daß der Wirbeltiervorfahre hermaphroditisch war, und daß er aus dem beiden Geschlechtern gemeinsam dienenden Ausführungsgang differente Ableitungswege für beide Geschlechter entwickelt hat, so können sowohl Eileiter wie Ductus deferens nebeneinander vom primären Harnleiter abgeleitet werden. Wir müssen nur annehmen, daß der primäre Harnleiter sich nicht in 2, sondern in 3 Rohre spaltet, in einen dorsal gelegenen Gang, repräsentiert durch die Summe der Nebenharnleiter (s. p. 207), einen mittleren Gang, den Urnierengang, der zum Ductus deferens wird, und einen ventralen Gang, welcher sich zum Eileiter umwandelt. Die Abspaltung der Nebenharnleiter hat den Zweck, die schädliche Wirkung des Urins auf die Spermatozoen zu beseitigen; sie unterbleibt sofort, wenn, wie bei den Amnioten, für die Exkretionstätigkeit ein neues Harnorgan, die Nachniere, geschaffen wird. Die weitere Teilung des primären Harnleiters in Ductus deferens und Eileiter könnte durch die verschiedene Größe der beiden Geschlechtsprodukte Ei und Samenfaden erklärt werden, für die kleinen Samenfäden genügt ein enges Rohr, die großen Eier brauchen auch einen erweiterten Ausfuhrweg. Diese Erweiterung beschränkt sich in der Ontogenie der Selachier auf die ventrale Hälfte des primären Harnleiters und führte zu einer unvollkommenen Abgrenzung eines dorsalen und ventralen Rohrabschnittes; aus der unvollkommenen Abgrenzung hat sich dann allmählich die vollständige Scheidung zwischen Eileiter und Ductus deferens gebildet.

Wir können also den Eileiter der Selachier als einen ursprüng-

lichen Ableitungsweg betrachten, welcher entstanden ist aus der Erhaltung eines Kanälchens oder verschmolzener Kanälchen und des Sammelrohres der Vorniere, das ist, nach unserer Theorie, aus der Erhaltung eines oder mehrerer Genitalkanälchen und des Gonoduktes.

Wenn wir nun weiterhin versuchen, die übrigen drei Formen des Eileiters voneinander und von der primären Form abzuleiten, so stoßen wir auf zur Stunde unüberwindliche Schwierigkeiten. Die drei übrigen Formen haben das eine gemeinsam, daß sie in letzter Linie aus einer Rinnenbildung der Cölomwand entstehen, bald in größerer, bald in geringerer Ausdehnung. Die Anlage aus einer Rinne der Cölomwand trennt sie scharf von dem Eileiter der Selachier. Alle Versuche, die Brücke zwischen der Entstehungsart durch Abspaltung vom primären Harnleiter und der Entstehungsart durch Rinnebildung aus der Cölomwand zu schlagen, müssen als vollständig mißglückt angesehen werden; es bedarf einer ganzen Summe neuer Hypothesen, um eine von der anderen abzuleiten, einer Summe von Hypothesen, die weder durch eine vergleichend-anatomische noch durch eine entwickelungsgeschichtliche Thatsache gestützt werden können.

Um wenigstens einen Deutungs v e r s u c h zu machen, verweise ich auf die Entwickelung des Ductus deferens aus der Urogenitalverbindung; hier konnten wir mit Sicherheit zwei Entstehungsarten annehmen, einmal geht der Harnleiter selbst, einmal der Nierenrandkanal in den Ductus deferens über. Da diese doppelte Abstammung ontogenetisch zu beweisen ist, und durch eine ganze Reihe von vergleichend anatomischen Thatsachen gerechtfertigt erscheint, so können wir annehmen, daß auch beim Eileiter eine ähnliche doppelte Abstammung möglich wäre, einmal vom primären Harnleiter, wie beim Eileiter der Selachier, und zweitens von einer Bildung, ähnlich dem Nierenrandkanal, wie bei allen übrigen Eileitern. Der Nierenrandkanal stellt nach der oben entwickelten Hypothese nichts anderes dar als einen abgeschnürten Teil der dorsalen Leibeshöhle und wir sehen ihn in der That bei den Teleostiern aus einer Art Rinnenbildung der dorsalen Cölomwand hervorgehen. Fassen wir die drei übrigen Formen des Eileiters als aus einem Nierenrandkanal entstanden auf, so müßte sich eine Verbindung mit Vornieren- oder Urnierenkanälchen nachweisen lassen, und es ist von Wichtigkeit, daß neuere Untersuchungen den Eileiter der Amphibien (H. RABL) und den Eileiter der Krokodile (WILSON) in Zusammenhang mit den Vornierennephrostomen bringen. Daß bei Amphibien und Amnioten der Eileiter nur in seinem kranialen Abschnitt aus einer Rinnenbildung der Cölomwand hervorgeht, würde nicht gegen die Ableitung von einem Nierenrandkanal sprechen, denn wir sehen auch am Nierenrandkanal, der zum Ductus deferens wird, eine gewisse Selbständigkeit: bei einzelnen Ganoiden und bei den Teleostiern wächst er unabhängig, allerdings nur in seinem Endabschnitt, kaudalwärts weiter und gewinnt auf diese Wege die Verbindung mit dem primären Harnleiter und der Kloake, resp. mit Teilen, welche aus einem von beiden hervorgegangen sind.

Die verschiedene Lage der Rinne, bald medial, bald lateral zur Genitalfalte deutet vielleicht darauf hin, daß neben denjenigen Teilen der Leibeshöhle, welche dem eigentlichen Nierenrandkanal entsprechen, noch andere Teile einem ähnlichen Abschnürungsprozeß unterliegen können. Wir sehen z. B. bei den Ganoiden, welche einen Eileiter mit Ostium abdominale bilden, dieses Ostium auf der medialen Seite

der Genitalfalte auftreten, während bei Lepidosteus der Eileiter aus einem Parovarialkanal entsteht, welcher auf der lateralen Seite der Genitalfalte liegt. Ob dieses verschiedene Auftreten event. etwas mit der verschiedenen Lage der primären und sekundären Nephrostome von Vorniere und Urniere zu thun hat, muß dahingestellt bleiben. Bekanntlich liegen die sekundären Nephrostome viel weiter lateral als die primären, so daß aus der verschiedenen Lage dieser Nephrostome zwei verschiedene Bildungsstätten des Nierenrandkanals abgeleitet werden könnten, je nachdem derselbe im Anschluß an die primären oder sekundären Nephrostome entsteht; der parovariale Eileiter des Lepidosteus ist so gelagert, daß die sekundären Nephrostome der Urnierenkanälchen in ihn ausmünden müssen.

Ich bin daher geneigt, den Eileiter der Selachier als eine für sich bestehende Bildung aufzufassen, welche durch Abspaltung aus dem ursprünglichen Gonodukt, das ist aus dem primären Harnleiter entsteht. Der Eileiter der Ganoiden ist vielleicht aus einem Nierenrandkanal hervorgegangen, der des Lepidosteus aus einem, welcher im Anschluß an die sekundären Nephrostome, also lateral von der Genitalfalte entsteht, der der übrigen Ganoiden aus einem Nierenrandkanal, welcher im Anschluß an die primären Nephrostome, vielleicht medial der Genitalfalte entstanden ist. Der Eileiter der Amphibien wäre gleichfalls von einem Nierenrandkanal abzuleiten, dessen Lage nicht sicher zu bestimmen ist. Der Eileiter der Amnioten könnte zu einem lateralen Nierenrandkanal in Beziehung gebracht werden.

Selbstverständlich kann es sich bei diesen Ableitungen — wie schon oben hervorgehoben wurde — nur um Versuche zu einer Deutung handeln.

Die Entwickelung der Kopulationsorgane der Amnioten; Sinus urogenitalis[1]).

Von **A. Bühler.**

Einleitung.

Die Entstehung der genannten Organe knüpft sich an den kaudalsten Abschnitt des Darmrohres und dessen Verbindung mit dem Ektoderm. Wie in Band II dieses Handbuches (MAURER, Darmsystem, p. 210 ff.) geschildert wurde, entspricht diese Stelle dem primären Blastoporus (O. HERTWIG 1892, Amphibien; KASTSCHENKO 1888, Selachier) resp. dessen Homologon bei Amnioten: der Primitivrinne. Als medianes Organ, in welchem sich Ektoderm und Entoderm ohne Zwischengewebe berühren, bildet dieselbe, an der Körperoberfläche freiliegend, mit ihrem Kaudalende die Kloakenmembran zwischen Amnioshöhle und Darmlumen. (GASSER 1880, Huhn; OSTROUMOFF 1888, Eidechsen; BONNET 1888/89, Schaf; STRAHL 1886, Kaninchen; KEIBEL 1888, Meerschweinchen.) Diese

1) Da der zur Verfügung stehende Raum bereits überschritten ist, muß auf eine Darstellung der Entwickelung der Kopulationsorgane bei Anamniern verzichtet werden, um so mehr, als darin bisher einheitliche Gesichtspunkte sich nicht ergeben haben; aus gleichen Gründen ist die Behandlung dieser Organe bei Sauropsiden kurz gehalten.

Kloakenmembran, ursprünglich dorsal gelegen, gelangt durch Ausbildung des Schwanzhöckers auf die Bauchseite des Embryo. Aus dem an die Kloakenmembran grenzenden Darmabschnitt sproßt die Allantois hervor, indes dorsal in die Schwanzknospe hinein sich der Schwanzdarm entwickelt. Dadurch wird ein Blindsack des Entodermrohres charakterisiert, der kaudal von der Verbindungsstelle von Allantois und Enddarm gelegen ist, dessen ventro-kaudale Wand zum Teil von der Kloakenmembran gebildet wird, und der dorso-kaudal den Schwanzdarm abgiebt: die (entodermale) Kloake (Urodäum, GADOW 1887, FLEISCHMANN 1902). Dieselbe nimmt in frühfötaler Zeit die primären Harnleiter auf. Sie entwickelt in jedem Fall bei Amnioten das Mündungsrohr für Kot, Harn und Geschlechtsprodukte. Ihre Ausgestaltung ist verschieden, je nachdem sie bei Sauropsiden ganz oder teilweise ein einheitlicher Raum bleibt, bei Säugetieren aber eine vollständige Trennung in die dorsale Pars analis recti und den ventralen Sinus urogenitalis erleidet. In der Regel erst nach ihrer charakteristischen Ausgestaltung erhält die Kloake resp. ihre Produkte eine resp. zwei Oberflächenmündungen. Der Schwanzdarm geht früh durch Obliteration unter. Hand in Hand mit Entwickelung der entodermalen Kloake legen sich in der äußern Umgebung der Kloakenmembran auf Grund ihres von Ektoderm und Mesoderm gebildeten Randsaumes Kopulationsorgane und ein die Kloaken-mündung umgebendes Faltensystem an. Dadurch daß die die Kloake enthaltende Körperregion, eingefaßt kranial vom Nabel, lateral von den Extremitätenknospen, kaudal von der Schwanzwurzel, über das übrige Körperniveau vorspringt, entsteht der Kloakenhöcker. Besonders kräftig pflegt der kranialste Abschnitt dieses Höckers sich zu entwickeln (orale Afterlippe FLEISCHMANN's). Derselbe läßt aus sich den (bei Eidechsen und Schlangen paarigen [FLEISCHMANN-UNTERHÖSSEL 1902]) Phallus (Genitalhöcker) hervorgehen und bildet an seinem kaudal-lateralen Abfall die bei Säugetieren Bedeutung erlangenden Genitalwülste. Ersterer differenziert sich zu Penis resp. Clitoris, die letzteren zu Scrotum resp. Labia majora. Ein am kaudalen Umfang der Aftermembran vorstehender Höcker (kaudale Afterlippe FLEISCHMANN's) erlangt keine wesentliche Bedeutung. Zwischen ihm und der Schwanzwurzel bleibt ein gewöhnlich grubenartig vertiefter Raum ohne Beziehung zur Kloake und deren Derivaten: Recessus subcaudalis.

Sehen wir ab von älteren Arbeiten, die meist auf theoretischen Spekulationen beruhten, so sind als Begründer unserer Kenntnisse auf dem besprochenen Gebiet zu nennen FR. TIEDEMANN (1813) und RATHKE (1820—1832). Ersterem verdanken wir die früheste Kenntnis der indifferenten Entwickelung der äußern Genitalien mit Trennung von Afteröffnung und Mündung des Harn-Geschlechtsweges und ihre geschlechtliche Differenzierung, dem letzteren den Nachweis der auch bei Säugern auftretenden einheitlichen Kloake und deren Zerlegung in Rectum und Sinus urogenitalis. Dieselbe erfolgt nach ihm durch Wachsen und Verschmelzung von einer median-kranialen und zwei lateral-frontalen Falten; an die letzteren schließen sich zwei ektodermale Falten an, die durch ihre mediane Vereinigung die Trennung der ursprünglich einfachen Kloakenmündung in After und Harn-Geschlechtsöffnung bewirken und so den Damm bilden. Die Darstellung dieser beiden Autoren, acceptiert von J. FR. MERKEL (1820), BURDACH (1835), VALENTIN (1835), blieb grundlegend für die Folgezeit und ging in die noch heute gebrauchten Lehrbücher über.

Indifferentes Stadium der Kloake.

Die Kloake der Amnioten bildet in den frühesten Stadien eine offene Bucht im Mesenchym des kaudalen Körperendes, ausgekleidet mit einfachem Epithel, dessen kranialster Abschnitt Darmrohr und Allantois aufnimmt und in deren Seitenwand, bald mehr ventral (Schildkröten, HELLMUTH 1902: Tragulus javanicus, SELENKA 1892: Talpa, DISSE 1905: Mensch, KEIBEL 1896), bald mehr dorsal (übrige Sauropsiden) die primären Harnleiter münden (vergl. Fig. 263—265 und 268, p. 433—437). Das spätere Verhältnis von Kloake und Harnleitern und die Entwickelung der Blase sind p. 433 ff. besprochen worden.

Die weitere Ausgestaltung der Kloake bei Sauriern und Schlangen unterliegt geringen Modifikationen. Die Kloake bleibt einheitlich und in direkter kaudaler Fortsetzung des Enddarmes. Der letztere erweitert sich vor seiner Kloakenmündung zu einer oft umfangreichen Kotkammer (Koprodäum, GADOW 1887, FLEISCHMANN und UNTERHÖSSEL 1902), die sich kaudal durch eine Ringfalte von der Kloake abgrenzt. Die letztere gliedert sich mehr oder weniger deutlich in 3 hintereinander liegende Abschnitte, von welchen der kranialste die (dorsale) Harnblase hervorgehen läßt, der kaudalste in der Afteröffnung nach außen durchbricht, beide verbunden durch ein verschmälertes Mittelstück (siehe Fig. 264, p. 434).

Auch bei Vögeln bleibt die Kloake in der axialen Fortsetzung des Enddarmes liegen, und ein Sinus urogenitalis wird nicht von ihr

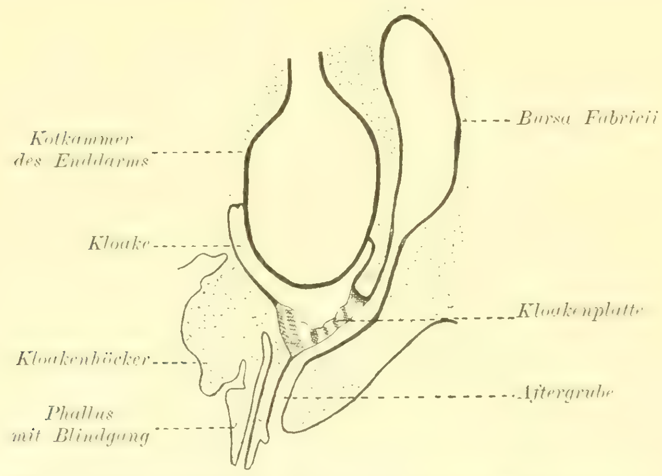


Fig. 489. Idealer Längsschnitt durch die Kloakengegend eines Entenembryos vom 22. Bruttage (nach POMAYER 1892).

gesondert (BORNHAUPT 1867, GASSER 1879/80, MIHALKOVICS 1885, FLEISCHMANN und POMAYER 1902). Ihre Längenausdehnung bleibt dabei gering: dieselbe wird im Laufe der Entwickelung noch wesentlich verkürzt dadurch, daß sich der zum weiten Koprodäum ausgedehnte Enddarm in die Kloake einstülpt und letztere dadurch auf einen schmalen Raum reduziert (Fig. 489, nach POMAYER). Bemerkenswert ist dabei, daß sich, ebenso wie der kaudale Abschnitt

des Enddarmes, auch der größte Teil der Kloake durch Epithelwucherung in ein solides Gebilde umwandelt (Fig. 490), das erst spät (Huhn, 15.—17. Bruttag [GASSER 1880], Ente nach dem 22. Tage [POMAYER 1902]) durch Auflockerung der Epithelzellen von Entoderm und Ektoderm eine durchgängige Afteröffnung erhält. Hierdurch, sowie durch solide Fortsetzung des Kloakenentoderms subektodermal

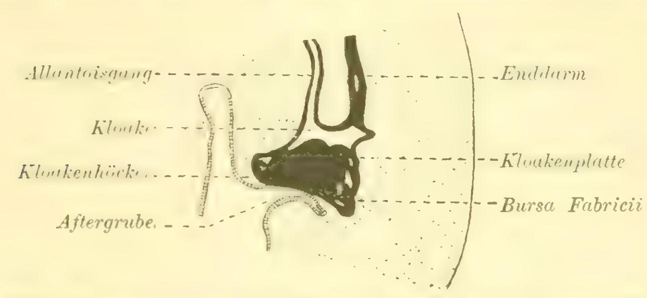


Fig. 490. Längsschnitt durch die Kloake eines Entenembryos von 15,3 mm Sch.-St.-L. (nach POMAYER 1902).

als mediane Zellplatte auf den Kaudalabfall des Kloakenhöckers nähern sich die Vögel den Säugetieren. Eine Specialität der Vogelkloake ist die Bursa Fabricii, die nach den neuen Untersuchungen von WENCKEBACH (1888) und FLEISCHMANN und POMAYER (1902) als dorsaler Auswuchs derselben entsteht. Der Umstand, daß sie früher als die Kloake selbst mit der Amnionhöhle in offene Verbindung tritt, hat die nach diesen Autoren unrichtige Ableitung der Bursa vom Ektoderm verschuldet (Fig. 489 u. 490; vergl. Bd. II, Darmsystem, p. 216 und Fig. 141 u. 142).

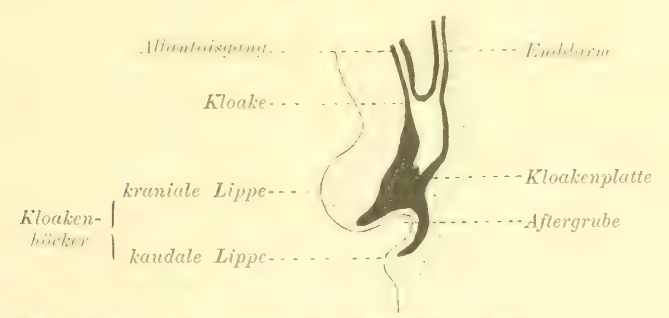


Fig. 491. Längsschnitt durch die Kloakengegend eines Krokodilembryos (Species?) (nach HELLMUTH 1902).

Eine Teilung der Kloake, wie sie bei den Säugetieren durchgeführt wird, ist bei Schildkröten und Krokodilen angedeutet, wobei der ventrale, als Sinus urogenitalis aufzufassende Abschnitt einen Teil der Harnblase und die Samenrinne bildet (siehe darüber p. 435 f.). Das Zustandekommen dieser partiellen Kloakenteilung ist entwickelungsgeschichtlich noch nicht verfolgt worden. Kurz vor der Analöffnung bilden sich aus der dorsalen Kloakenwand bei Cheloniern mächtige Seitennischen (FLEISCHMANN und HELLMUTH 1902). Die Kloake von Krokodilembryonen (Species?) ist nach HELLMUTH

ähnlich der kürzeren Vogelkloake, durch Zusammenlegen ihrer seitlichen Epithelwände zeitweise solid geworden und giebt ebenfalls einen Entodermfortsatz in den Kloakenhöcker hinein ab (Fig. 491).

Die Modellierung der Säugetierkloake ist gegen Ende des 19. Jahrhunderts in ihren Details eingehend studiert worden von Strahl (1886, Kaninchen), von Tourneux (1888, Schaf, 1889, Schwein), Retterer (1890, Schaf, Schwein, Kaninchen), von Keibel (1888, Meerschweinchen, 1903—04, Echidna), von Fleischmann und Schwarztrauber (1904, Schaf), von Disse (1905, Talpa): speciell mit dem Menschen haben sich beschäftigt: Reichel (1888—95), Tourneux (1889), Nagel (1892), Keibel (1896), zum Teil zusammengefaßt in Born (1894). Ist dabei in der Auffassung auch noch keine volle Uebereinstimmung erzielt, so verfügen wir doch über ein gutes Thatsachenmaterial. (Siehe auch p. 437 ff.)

Fig. 492 von einem sehr jungen Maulwurfembryo (Disse 1905) zeigt im Querschnittt die Kloake. Ihre dorsale Wand mit niedrigem einschichtigen Epithel wird von der dicht aufliegenden Chorda ein-

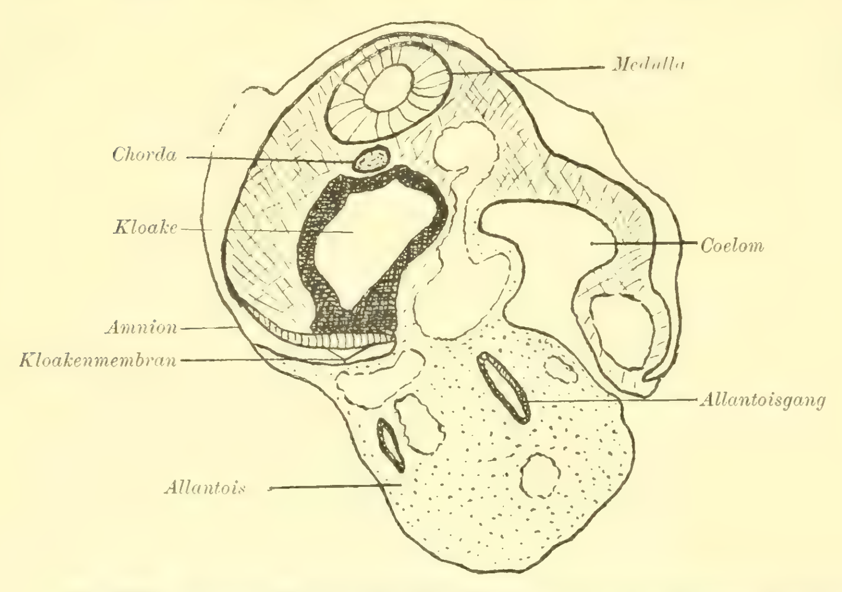


Fig. 492. Querschnitt durch die Kloakengegend eines sehr jungen Maulwurfembryos (aus Disse 1905).

gebuchtet: im ventralen, verschmälerten Teil stößt das mehrschichtige, hohe Entoderm direkt an die einfache Ektodermlage und bildet mit letzterer die Kloakenmembran. Mit weiterer Entwickelung (Fig. 493) entfernt sich die Kloake von der Chorda und kommt ins Mesoderm des sich mehr und mehr vordrängenden Kloakenhöckers zu liegen. Ihr ventraler Teil verschmälert sich dabei bis zur Berührung und Verklebung seiner Epithelwände. So wird aus dem ventralen Abschnitt der Kloake durch Verlust des Lumens die Kloakenplatte (Keibel 1896: bouchon cloacal Tourneux's 1888/89; conduit cloacal Retterer's 1892) als scheinbare Verdickung der Kloakenmembran.

Die Entwickelung von Kloakenplatte und Kloakenhöcker läßt sich

auf den Figuren 494 und 495 im Medianschnitt verfolgen: in Fig. 494 besteht nur die zweischichtige, ventro-kaudal gerichtete, etwas vertiefte Kloakenmembran, die bis zum kaudalen Nabelrand reicht. Fig. 495 A zeigt die Aftermembran, dank der Schwanzkrümmung und Ausbildung des Schwanzes, ventral gerückt und den Kloakenhöcker in Bildung. Zwischen Bauchnabel und Aftermembran schiebt sich

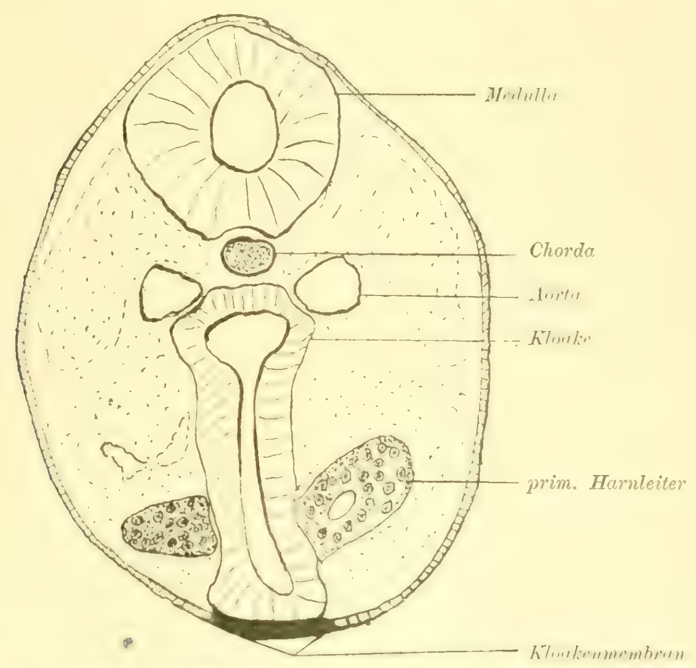


Fig. 493. Querschnitt durch die Kloakengegend eines Maulwurfembryos, etwas älter als Fig. 492 (aus DISSE 1905).

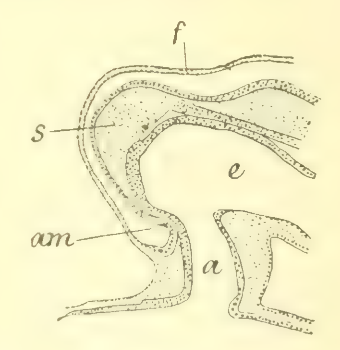


Fig. 494. Medianschnitt durch das Kaudalende eines 18 Tage alten Schafembryos (nach BONNET aus MAURER, Darmsystem, in diesem Handb.). *am* Kloakenmembran. *a* Allantois. *e* Enddarm. *f* Amnion. *s* Schwanzknospe.

Mesoderm ein, und die Kloakenplatte beginnt das Lumen der Kloake einzuengen. Dabei ist auch eine Trennung der Kloake eingeleitet, indem der an Fig. 494 zwischen Allantois und Enddarm vorspringende mesodermale Winkel kaudalwärts vorgedrungen ist und so zum Septum urorectale geworden ist. In Fig. 495 B ist die Trennung weiter fortgeschritten und das Lumen der Kloake bis auf eine schmale Spalte (Kloakengang REICHEL's 1888) ausgefüllt. In Fig. 495 C ist die Trennung in Rectum und Sinus urogenitalis vollzogen, indem Septum urorectale und Kloakenplatte verschmelzen. Ein geringes ventro-kaudales Vorrücken des Septum genügt, um mit Erreichung des Ektoderms den Damm zu bilden.

Das Wachsen des Septum urorectale wird verschieden aufgefaßt. RATHKE's Ansicht wurde p. 835 geschildert. Dieselbe wurde von RETTERER aufgenommen, der das Wesen der Trennung in der Verschmelzung zweier lateraler Kulissen erblickt. TOURNEUX und neuestens FLEISCHMANN negieren die lateralen Falten und nehmen nur ein Vordringen der primären medianen Scheidewand (Septum Douglasii) an. Nach RETTERER entsteht die Raphe perinei als Verwachsungsnaht seiner Falten, nach TOURNEUX ist sie die Spitze des Septum urorectale. Die Wahrheit liegt nach KEIBEL (1896, Mensch, 1904, Echidna) in der Mitte, indem medianes Septum und Seitenfalten als ein Ganzes aufzufassen sind (vgl. p. 438).

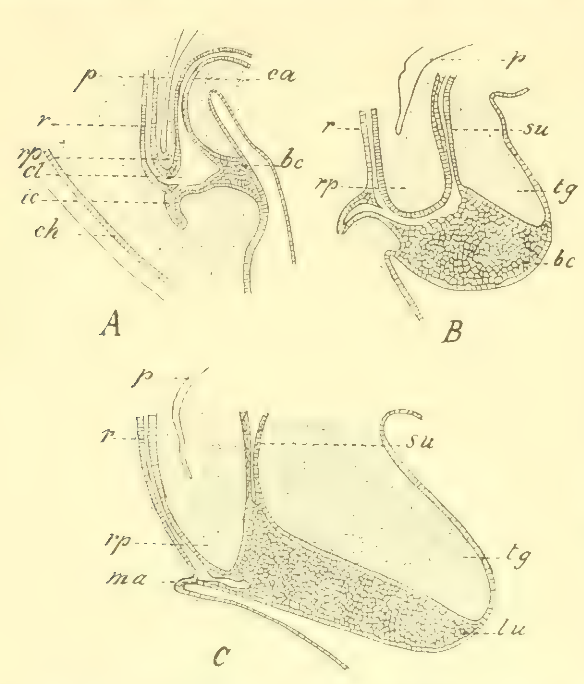


Fig. 495. Medianschnitt durch die Kloakengegend von Schweinsembryonen: A 11 mm, B 15 mm, C 20 mm gr. L. (nach TOURNEUX 1889). *bc* Kloakenplatte mit *lu* Pars urethralis und *ma* Pars analis. *ca* Allantoisgang. *ch* Chorda. *cl* Kloake. *ic* Schwanzdarm. *p* Peritoneum. *r* Rectum. *rp* Septum urorectale. *su* Sinus urogenitalis. *tg* Kloakenhöcker.

Indessen hat sich der bei der Teilung dem Darmrohr zugefallene dorsale Teil der Kloake dem Ektoderm angelegt, so daß einem baldigen Durchbruch der Analöffnung nichts mehr im Wege steht.

Der Kloakenhöcker ist besonders durch Wachstum seines kranialen Abfalles, der am Nabel beginnt, erheblich höher geworden, so daß die median ihn bis zum Scheitel einschneidende Kloakenmembran ganz auf seine kaudale Seite verlegt wird. Wenn in letzterer, im Anschluß an das Lumen des Sinus urogenitalis, durch Lockerung der Zellen eine durchgängige Oeffnung entsteht, ist das Orificium urogenitale gebildet. Die letztere Oeffnung tritt früher auf als der Anus, indem sie bei Schafen von 32 mm (TOURNEUX 1888) und bei Menschen von 15,8 mm (KEIBEL 1896) passierbar ist, während der Anus erst bei Schafen von 38 mm Länge durchbricht (TOURNEUX) und beim menschlichen Embryo von 29 mm Nl. noch geschlossen ist. Auch bei Echidna bricht die Urogenitalöffnung vor der Analöffnung durch (KEIBEL 1904). Nach REICHEL, RETTERER und KEIBEL entspricht die primäre Analöffnung nicht dem späteren After. Erstere wird in die Tiefe verlagert, entsprechend dem spätern Annulus haemorrhoidalis, indem durch ringförmiges Mesodermwachstum — der Grundlage des Sphincter ani externus — im Anschluß an das Rectum die ektodermale Aftergrube gebildet wird.

Eine anschauliche Uebersicht über die geschilderten Entwickelungsvorgänge geben die Figuren 496 A—D nach KEIBEL's menschlichen Modellen (vergl. auch Fig. 268 u. 270, p. 437 u. 439). Die Bilder erklären sich selbst. Es sei nur darauf aufmerksam gemacht, wie die in Abbildung A tief gelegene Aftermembran mit der Bildung des Kloakenhöckers gehoben wird (B und C) und damit auch ihre Lage parallel zur Darmachse in eine dazu senkrechte verwandelt: so erhält der ursprünglich ventrale Teil der Kloake eine kaudale Lage.

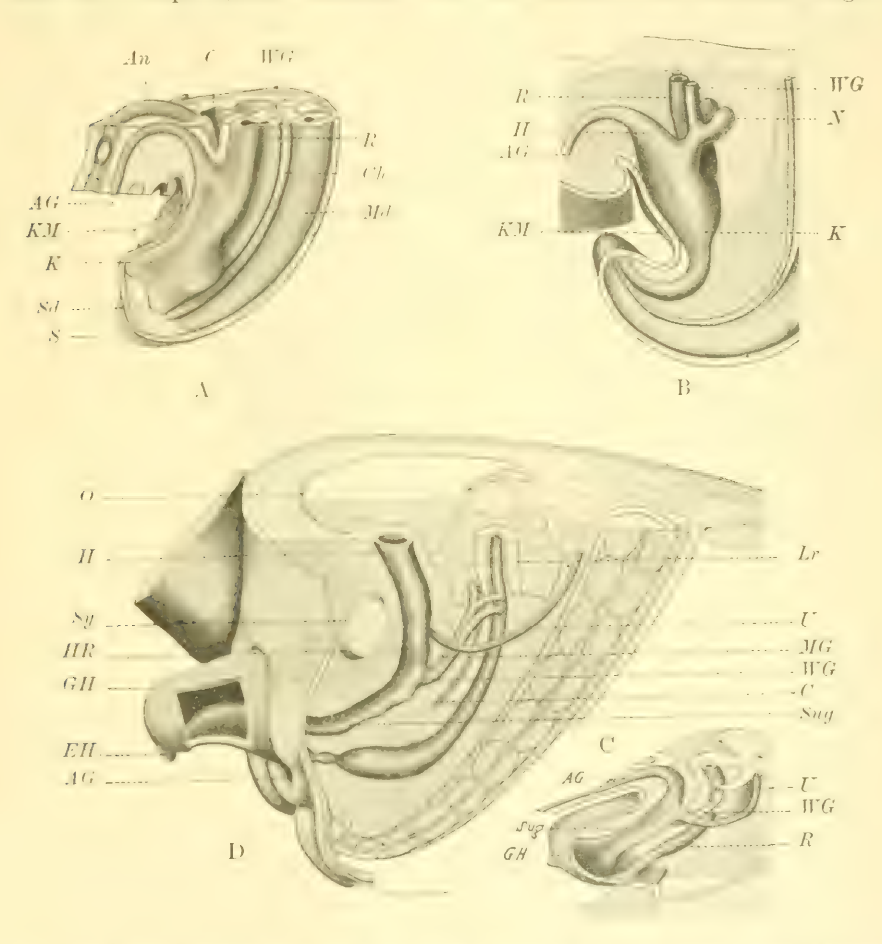


Fig. 496. Modelle der Kloakengegend menschlicher Embryonen (nach KEIBEL 1896): A 3 mm, B 6,5 mm, C 14 mm, D 29 mm Sch.-St.-L. *AG* Allantoisgang. *Aa* Art. umbilicalis. *C* Cölom. *Ch* Chorda. *EH* Epithelhörnchen. *GH* Kloakenresp. Genitalhöcker. *H* Harnblase. *HR* Harnröhre. *K* Kloake. *KM* Kloakenmembran. *Lr* Lig. rotundum. *Md* Medulla. *MG* Genitalgang. *N* Nierenknospe. *O* Ovarium. *R* Rektum. *S* Schwanz. *Sd* Schwanzdarm. *Sug* Sinus urogenitalis. *Sy* Symphysis. *U* Ureter. *WG* primärer Harnleiter.

Wie dem Septum urorectale auch das Cölom folgt, ergiebt sich aus einem Vergleich der Figuren A und D.

In Abbildung D tritt deutlich eine Gliederung des Rectumendes in 3 Abschnitte hervor, entsprechend einer verschiedenen

Genese: 1) aus der ektodermalen Aftergrube (ektodermale Kloake, Proktodäum), die beim Menschen entgegen den älteren Anschauungen (Rathke) schwach entwickelt ist, entsteht das Vestibulum recti mit dem analen Schlußring; 2) das kurze, darauf folgende, verengte Stück, die Pars analis recti, stammt von der entodermalen Kloake (Pars analis urodaei von Fleischmann und Schwarztrauber 1903); 3) das weite Endstück des Darmrohres wird zur Ampulla recti (Koprodäum Fleischmann's, 1903). Teil 1 und 2 werden vom Sphincter externus, Teil 3 vom Sphincter internus umfaßt (Keibel 1896).

Bis zu dieser Stufe ist die Entwickelung der Kloake für beide Geschlechter bei allen Säugetieren die gleiche. Auch die Mono-

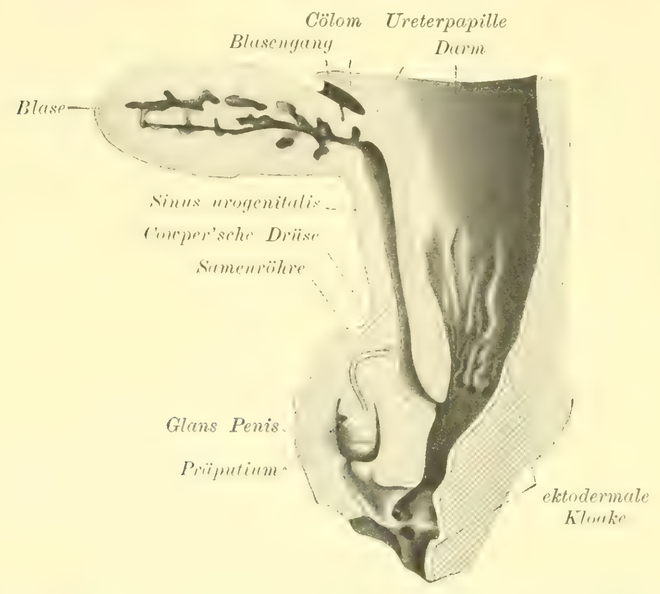


Fig. 497. Modell des Beckenendes eines Beuteljungen von Echidna aculeata (nach Keibel 1904).

tremen machen hiervon keine Ausnahme, da nach Keibel (1903/04) bei Echidna die Trennung der Kloake eine totale ist und die als „Kloake" bezeichnete Bucht, in deren Tiefe Geschlechtsglied, Harn-Geschlechtsöffnung und Anus zu liegen kommen, sekundär durch ektodermale Einstülpung entsteht (Fig. 497).

Indifferentes Stadium des Phallus.

Auf Grund des Kloakenhöckers entwickeln die meisten Amnioten, männlich wie weiblich, ihr Kopulationsglied, und zwar ist der kraniale Teil des Höckers zwischen Kloakenmembran und Nabel dessen Ursprungsfeld (orale Afterlippe Fleischmann's 1902/03).

An der genannten Stelle, die bei Sauriern und Schlangen wenig prominiert, entstehen bei diesen Tieren vor Eröffnung der Kloake zwei solide Höckerchen dicht beisammen. Dieselben wachsen zu breiten, blattartigen Organen und rücken lateral zur Seite der

queren Kloakenmündung. Von den Winkeln dieser Spalte aus läuft jederseits eine Rinne auf die mediale Fläche des Phallus. Indessen beim Weibchen diese Bildungen vollständig verschwinden, werden sie beim Männchen im weiteren Wachstumsverlauf durch einen in ihrem Innern sich bildenden Längsmuskel zurückgezogen in eine kaudal vom After gelegene subkutane Tasche: in dieser liegen sie als Blindschläuche, und werden daraus nur zur Begattung nach Art ihres Embryonalzustandes vorgestülpt (RATHKE 1832, FLEISCHMANN und UNTERHÖSSEL 1902).

Bei den übrigen Amnioten ist der Phallus ein unpaares (bei Schildkröten und Echidna in der ersten Anlage vielleicht paariges) Produkt des vorderen Schlußsteines des Kloakensaumes, der kranialen höchsten Erhebung des Kloakenhöckers (Fig. 498). Dieser Punkt, durch kräftige Mesodermentwickelung ausgezeichnet — Genitalhöcker der Autoren —, enthält in seinem kaudalen Abschnitt die tief einschneidende Kloakenplatte (siehe Fig. 490, 491, 495, 496 C u. D). Seine Spitze wird durch ein Ektodermhörnchen gekrönt (Fig. 496 C u. D). An seiner Basis entwickeln sich (aus dem Kloakenhöcker nach FLEISCHMANN und SCHWARZTRAUBER) die ihn kranial und lateral umfassenden Geschlechtswülste (Fig. 499).

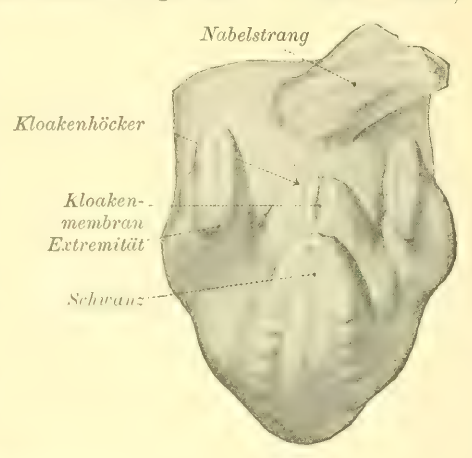


Fig. 498. Beckenende eines menschlichen Embryos von 17 mm gr. L., Kloakenhöcker (aus KOLLMANN 1898).

Mit Eröffnung des Sinus urogenitalis nach außen, die zuerst an der Basis des Phallus erfolgt, beginnt auch in der Kloakenplatte des Phallus durch Auseinanderweichen und Zerfall der centralen Zellen und Durchbruch des Ektoderms die Bildung einer offenen Furche, der Urethralrinne, in Fortsetzung der Mündung des Sinus uro-

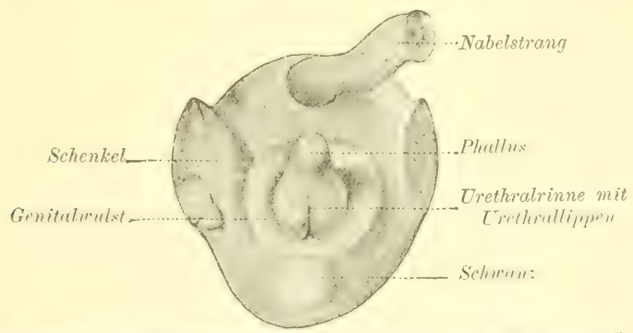


Fig. 499. Beckenende eines menschlichen Embryos von 23 mm gr. L., Phallus und Genitalwülste (aus KOLLMANN 1898).

genitalis (Fig. 500). Ihre seitlichen Ränder, die sich von der Basis bis zur Spitze des Phallus erheben, heißen Geschlechtsfalten (Urethrallippen).

Die Urethralrinne bleibt offen bei den Schildkröten und Krokodilen als kurze Fortsetzung der Samenrinne. Sie schließt sich auch nicht bei denjenigen Vögeln, die einen Phallus entwickeln (Entenvögel, Strauße), erhält aber wie das Kopulationsglied selbst eine spiralige

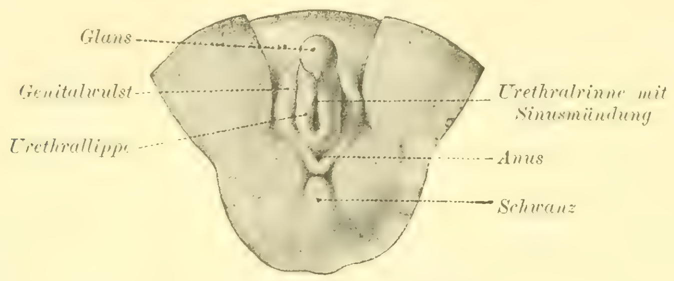


Fig. 500. Beckenende eines menschlichen Embryos von 29 mm gr. L., Urogenitalmündung (aus KOLLMANN 1898 nach KEIBEL 1896).

Drehung (Enten). Diese Vögel bilden als Ausstülpung der Urethralrinne in den dorsalen Abschnitt des Penis einen langen, engen Blindgang (Fig. 489, p. 836). Endlich persistiert die Urethralrinne auch als breite Furche auf der Kaudalseite der Clitoris bei den meisten weiblichen Säugetieren. Ihre besondere Ausbildung bei den männlichen Säugern leitet über zur Besprechung der Geschlechtsunterschiede.

Geschlechtliche Differenzierung der äußeren Genitalien bei Säugetieren.

Während bei Sauropsiden von Geschlechtsunterschieden in den Kopulationsorganen nur insofern die Rede sein kann, als dieselben beim weiblichen Geschlechte eine reduzierte Ausbildung erfahren, entwickeln sie sich im Zusammenhange mit dem Sinus urogenitalis bei den Säugetieren nach dem Geschlecht verschieden.

Ich wähle als Beispiel den Menschen. Sein Sinus urogenitalis, beginnend an der Kloakenmündung der primären Harnleiter und Genitalgänge, erstreckt sich in früher Periode bei beiden Geschlechtern als langer, schmaler Kanal tief in den Körper hinein (Fig. 496 C u. D, vergl. auch Fig. 465, p. 775, und Fig. 467 a u. b, p. 777).

Beim weiblichen Embryo bleibt sein Längenwachstum erheblich zurück gegenüber der Ausdehnung in sagittaler und frontaler Richtung, wodurch der Einmündung der Vagina Raum geschaffen wird. Seine Fortsetzung auf die Clitoris, die Urethralrinne, wird eingefaßt von den selbständig entwickelten Rändern dieser Furche, den zu Labia minora ausgestalteten Urethrallippen, die sich vorn zum Frenulum clitoridis nähern (Fig. 501). Eine feine Linie auf der medialen Fläche dieser Lippen (bride masculin von POZZI 1884) entspricht vielleicht der Grenze zwischen dem Entoderm des Sinus und dem Ektoderm der Haut.

So wird beim Weibe der Sinus urogenitalis zum Vestibulum

vaginae, das Urethra und Vaginalmündung aufnimmt. Ein relativ enger Kanal noch bei Kindern, stellt der Scheidenvorhof nach der Pubertät eine weite, seichte, sagittale Rinne dar (Fig. 502).

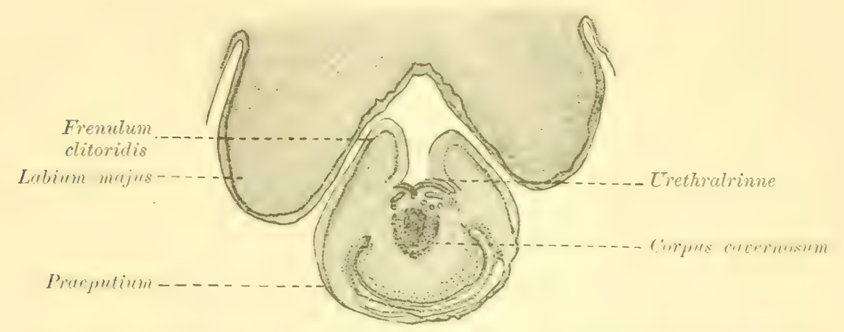


Fig. 501. Querschnitt durch Glans clitoridis und Labia majora eines menschlichen Embryos von 4 Monaten (Präparat von Dr. H. MEYER-Rüegg).



Fig. 502. Aeußere Genitalien eines menschlichen ♀ Embryos von 15 cm gr. L. (aus KOLLMANN 1898).

Beim menschlichen Weibe wird das Ostium vestibulare vaginae begrenzt vom Hymen. Bezüglich dessen erster Entwickelung stehen sich zwei Ansichten gegenüber: Die einen Autoren (KÖLLIKER 1879, KLEIN 1891) behaupten eine „konvaginale“ Entstehung: danach ist das Hymen nichts anderes als der primäre Lippensaum der Durchbruchsöffnung der verschmolzenen MÜLLER'schen Gänge, also die Randpartie des MÜLLER'schen Hügels. Nach anderen Autoren entwickelt sich die Scheidenklappe erst lange Zeit nach Eröffnung der Genitalgänge als selbständige Faltenbildung, entweder seitens der Vagina oder des Sinus urogenitalis (DOHRN 1875, WINCKEL 1886, FEHLING 1893) oder von beiden zugleich, in welchem Falle sie als Doppelblatt auftreten kann.

Wie p. 777 ausgeführt wurde, ist der Hymenalsaum gegeben als primäre Ringfalte um die Genitalgangmündung (siehe Fig. 466, p. 776), gebildet aus Bindegewebe, das einerseits vom Epithel der Vagina, andererseits von dem des Sinus urogenitalis bekleidet wird. Da beide Epithelsorten als geschichtetes Schleimhautplattenepithel kaum voneinander differieren, ist eine Grenze beider nicht scharf zu bestimmen. Als Produkt des MÜLLER'schen Hügels ist das Hymen trichterförmig in das Vestibulum vorgebuchtet (Fig. 503).

Mit der Erweiterung des Sinus urogenitalis und der Aushöhlung des ampullären Scheidenendes etwa vom 4. Monat an wächst die Scheidenklappe, am stärksten in ihrem dorso-kaudalen Teil zufolge der nach dieser Richtung stärkeren Ausbildung der Ampulla vaginae. Der ventrale Abschnitt und eine wechselnd große Partie im weiteren Umfange des Introitus vaginae fällt häufig der Resorption anheim, woraus sich die häufigen Varietäten in der Form des Hymens

leicht erklären. Hymen imperforatus und solcher mit paarig-symmetrischer Oeffnung leiten sich von Entwickelungshemmung im Bereich des kaudalen Abschnittes der Genitalgänge ab (siehe Fig. 464, p. 769).

Auf die vaginale Fläche des Hymens geht die Faltenbildung der Scheidenschleimhaut über, so daß in extremen Fällen dadurch der

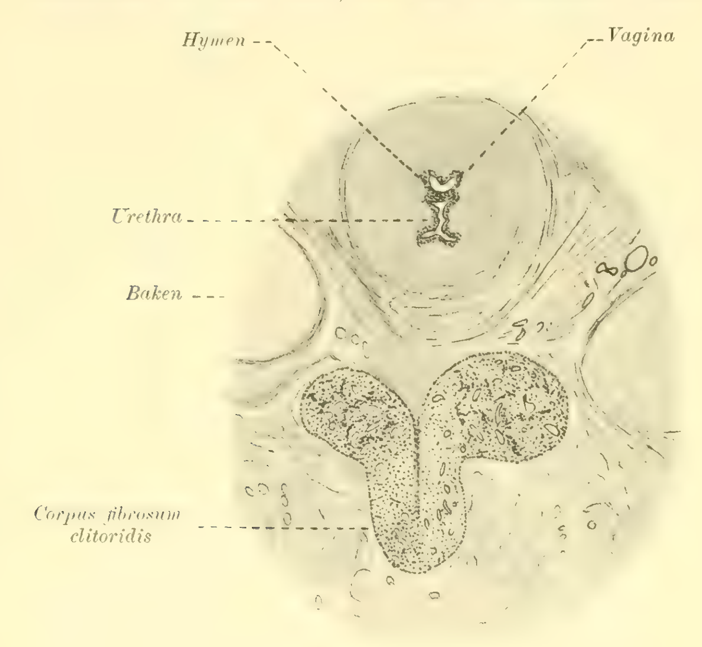


Fig. 503. Querschnitt durch Scheidenende und Clitoris eines menschlichen Embryos von 4 Monaten (Präparat von Dr. H. MEYER-Rüegg).

täuschende Eindruck einer Verdoppelung des Hymens hervorgerufen wird.

Beim männlichen Embryo bleibt der Sinus urogenitalis ein schmales, langes Rohr, in welches hoch oben die Urethra und die

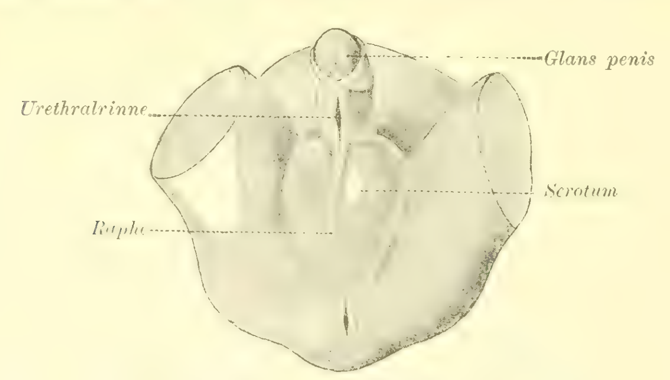


Fig. 504. Aeußere Genitalien eines menschlichen ♂ Embryos von $4^1/_2$ cm gr. L. (aus KOLLMANN 1898).

Samenleiter nebst Rudiment der Genitalgänge sich ergießen; es entspricht also der primäre Sinus urogenitalis (nach Abtrennung der Blase und der Pars prostatica der Harnröhre) ungefähr der Pars membranacea urethrae, und seine erste Mündung nach außen liegt an der ungefähren Stelle des späteren Bulbus. Der Sinus erhält eine Verlängerung auf dem Penis durch Schließung der Urethralrinne zu einem Rohr (Fig. 504). Dieser Verschluß erfolgt nach den einen Autoren durch Verwachsung der Lippenränder der Urethralrinne in der Mittellinie (RATHKE, TOURNEUX, RETTERER, NAGEL), nach anderen (FLEISCHMANN und SCHWARZTRAUBER) besteht beim Manne zu keiner Zeit eine offene Urethralrinne, sondern der Urogenitalkanal gewinnt seine Mündung als geschlossenes Rohr auf der Spitze der Eichel.

Der Verschluß der männlichen Pars cavernosa urethrae zum Rohr beginnt an der Wurzel des Penis und schreitet fort bis zur Spitze. Während im proximalen Abschnitt der Kanal schon geschlossen ist (Fig. 505 D), besteht im distalen Abschnitt noch die allmählich sich

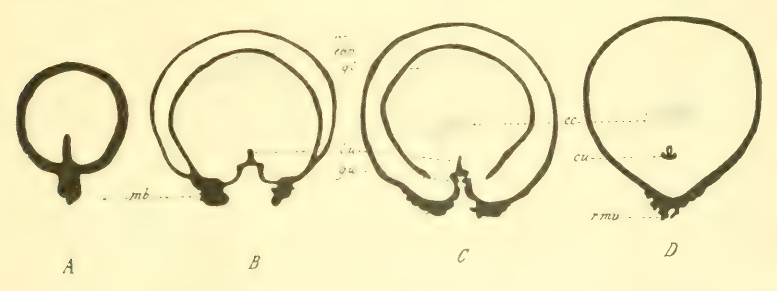


Fig. 505. Querschnitt durch den Penis eines menschlichen Embryos von 8,3 11 cm (nach TOURNEUX 1889). *cc* Spitze der Corpora cavernosa penis. *cu* Urethralkanal. *ebp* gemeinsame Epithelplatte der Eichel und des inneren Vorhautblattes. *gl* Corpus cavernosum glandis. *gu* Urethralrinne. *mb* Epithelhörnchen. *lu* Lamina urethralis (= Pars urethralis der Kloakenmembran). *pr* Praeputium. *rmv* Rest des Epithelhörnchens.

vertiefende Urethralrinne (Fig. 498 B u. C) und an der Spitze noch die solide Kloakenplatte (A). Diese Vorgänge spielen sich im Verlaufe des 3. Fötalmonats (TOURNEUX 1889) ab, und es kann vorkommen, daß zeitweise bei sonst geschlossenem Rohr an der Wurzel des Gliedes noch eine Oeffnung besteht (NAGEL 1892). Daraus erklären sich gewisse Formen von basaler Hypospadie, wie sie von RETTERER (1887) z. B. beim Hunde beobachtet wurden.

Bei placentalen Säugern ist der Entwickelungsgang im allgemeinen der gleiche. Indessen erhält bei Macacus und Lori (ISSAURAT 1888) und bei kleinen Nagetieren (weiße Ratte, KEMPE 1903; Meerschweinchen, RETTERER 1903) die Clitoris ebenfalls eine geschlossene Harnröhre in gleicher Weise wie der Penis; davon getrennt mündet an der Basis der Clitoris die Vagina. Zusammengehalten mit der eben besprochenen Form männlicher basaler Hypospadie, spricht dieser Umstand dafür, daß die Urethra penis resp. clitoridis in Form eines geschlossenen Rohres eine Neuerwerbung der Säugetiere ist und nicht bloß als Fortsetzung des Sinus urogenitalis aufgefaßt werden darf.

Im Gegensatz zu diesen progressiven Bildungen einiger weib-

licher Säuger steht ein Zurückbleiben anderer auf tieferer Stufe mit langem, schlauchförmigem Sinus urogenitalis (Hyäne, Watson).

Bei Echidna erstreckt sich die hohle Kloake ebenfalls in den Kloakenhöcker. Mit dem Anwachsen desselben zum Geschlechtsglied folgt ihm das Entoderm des Sinus urogenitalis nicht. Der Phallus enthält also keine Kloakenplatte, und die männliche Harnröhre mündet gleich der weiblichen an seiner Basis in die ektodermale Kloake. Eine besondere Samenröhre bildet sich beim Männchen im Penis aus einer Ektodermeinfaltung. Sie beginnt im ausgebildeten Zustand in der ventralen Wand des Sinus urogenitalis, entsprechend seiner Grenze gegen die ektodermale Kloake, und endigt mit zahlreichen feinen Kanälen auf der Spitze der zwei Sekundärpapillen, welche jede Hälfte der gespaltenen Eichel bildet.

Abgesehen vom Verhalten der Harn-Geschlechtsmündung und der verschiedenen Größe, gestaltet sich der Ausbau der Rute bei beiden Geschlechtern gleich. Eine Anschwellung der Spitze repräsentiert schon früh (Fig. 496 D) die Glans. Deren Abgrenzung wird ver-

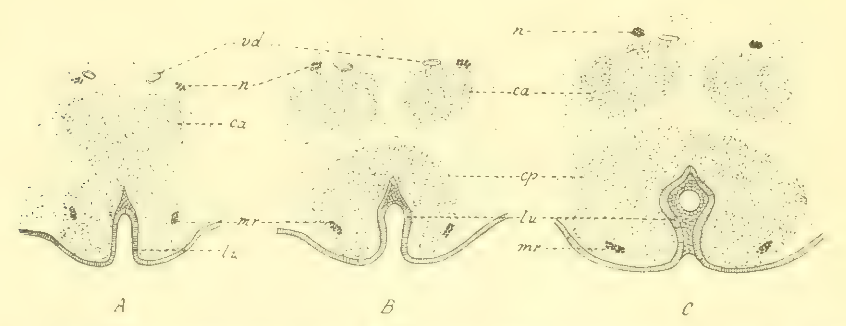


Fig. 506. Querschnitt durch den Phallus eines Schweinsembryos von 30 mm gr. L., fibröse Anlage der Corpora cavernosa (nach Retterer 1889). *ca* Corpus cavernosum penis resp. clitoridis. *cp* Corpus cavernosum urethrae resp. Bulbus vestibuli. *lu* Lamina urethralis. *mr* Musc. retractor. *n* Nerv. *vd* Vas.

vollständigt durch die Bildung eines Praeputiums: das Ektoderm senkt sich in Form einer anfänglich soliden Kranzfurche in die Tiefe. Durch Spaltbildung in dieser Zellschicht öffnet sich der Präputialsack (Fig. 505 ♂, Fig. 502 ♀). Die Epitheleinsenkung endet beiderseits ventral an der Urethralrinne (Fig. 505 B u. C, Fig. 502), so daß beim Weibchen das Praeputium nicht auf diese Seite der Clitoris übergreift, und beim Männchen an dieser Stelle die Vorhauttasche durch das Frenulum praeputii unterbrochen wird.

Bei männlichen Huftieren und Walen u. a. wird unabhängig vom Praeputium ein Penisschlauch als Hauttasche zur Aufnahme der langen Rute gebildet.

Das Stützgewebe des Phallus verdichtet sich zur Seite der Urethralrinne zu einem dichteren fibrösen Gebilde, aus welchem sich drei Stränge isolieren (Fig. 506 A, B, C): Ein unpaarer ventraler Strang liegt in den Lippen der Urethralrinne (Fig. 506 *cp*). Mit Ausgestaltung der Urethrallippen zu den kleinen Schamlippen resp. zur Urethra penis wird dieser Strang zum Bulbus vestibuli bezw. Corpus cavernosum urethrae. Die paarigen dorsalen Stränge

gewinnen Insertion am Os ischii (Fig. 507) als Corpora cavernosa clitoridis resp. penis. Durch reiche Vaskularisierung der fibrösen Stränge (vergl. Fig. 503) wandeln sich dieselben in kavernöses Gewebe um: zwischen beiden Schwellkörpern des Penis bleibt ein fibröses

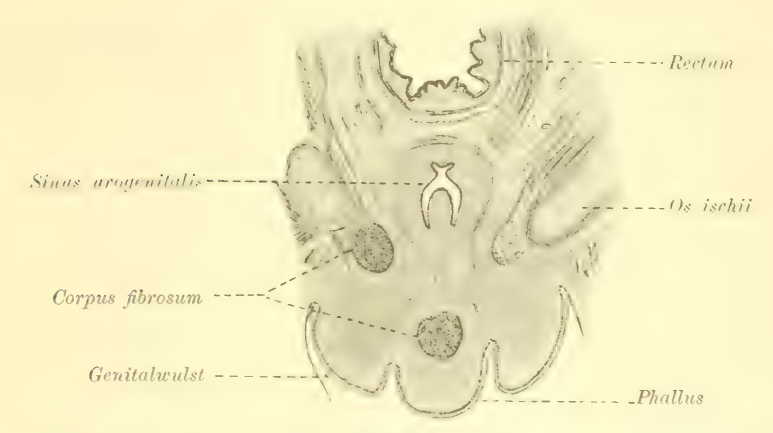


Fig. 507. Querschnitt durch Sinus urogenitalis und Kloakenhöcker eines menschlichen [illegible] Embryos von 4 Monaten (Präparat von Dr. H. MEYER-Rüegg).

Septum, in welchem sich bei Beuteltieren, Nagern, Raubtieren, Affen u. s. w. Knochengewebe als Rutenknochen entwickelt. Einen besonderen Schwellkörper bildet die Glans (Fig. 505 B u. C ♂, Fig. 502 ♀); derselbe verbindet sich eng mit dem Corpus cavernosum urethrae, läßt aber immerhin auch später noch seine Selbständigkeit erkennen.

Als Produkt der basalen Teile des Kloakenhöcker haben wir die Genitalwülste genannt, die denselben kranial umgeben und neben ihm vorbei afterwärts ziehen (Fig. 496 D, 499, 500, 502, 507). Beim menschlichen Weibe verflachen sie am Damm und werden zu den Labia majora, während sie beim männlichen Geschlecht gerade in ihrem kaudalen Teil sich als Scrotum stärker entwickeln und dadurch von beiden Seiten in der Raphe zur Berührung kommen (Fig. 504).

Accessorische Geschlechtsdrüsen der Säugetiere.

Auf diesem Gebiete herrscht ein großer Formenreichtum, der morphologisch in neuester Zeit speciell von DISSELHORST 1904, dann auch von GROSZ 1905, RAUTHER 1903 u. A. gesichtet wurde. Auf entwickelungsgeschichtlicher Basis ist hierin noch wenig geforscht worden. Ich beschränke mich daher im wesentlichen auf den Menschen. In Bezug auf die Ableitung sind zu unterscheiden: 1) Drüsen des entodermalen Sinus urogenitalis: Prostata und Urethraldrüsen, hauptsächlich beim männlichen Geschlecht ausgebildet. 2) Drüsen des Ektoderms: COWPER'sche Drüsen bei Echidna nach KEIBEL, Talgdrüsen der Labia minora, Praeputialdrüsen, Analdrüsen. 3) Drüsen des mesodermalen primären Harnleiters, d. s. die Glandulae vesiculares (Samenblasen) und homologe Rudimente beim Weibe. Die embryologische Ableitung der COWPER'schen Glandulae bulbo-urethrales

und der Bartholini'schen Glandulae vestibulares majores bei höheren Säugetieren ist zur Zeit noch strittig.

Die Prostata wird beim männlichen menschlichen Embryo im 3. Monate als Produkt des Epithels des Sinus urogenitalis angelegt. Pallin (1901) unterscheidet Prostataknospen in drei Gruppen jederseits (Fig. 508): die dorsale Hauptmasse zerfällt in einen kranialen und einen kaudalen Teil, beide getrennt durch die Mündung der Samenleiter; eine ventrale Gruppe von Drüsenknospen entwickelt sich wenig

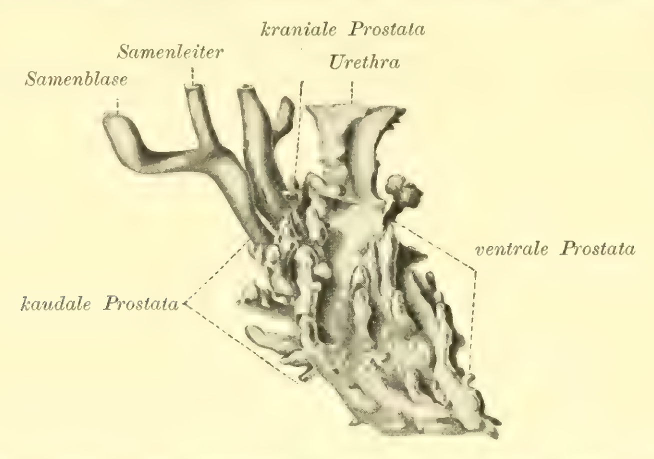


Fig. 508. Modell der Urethra mit Prostata eines menschlichen ♂ Embryos von 5 Monaten (nach Pallin 1901).

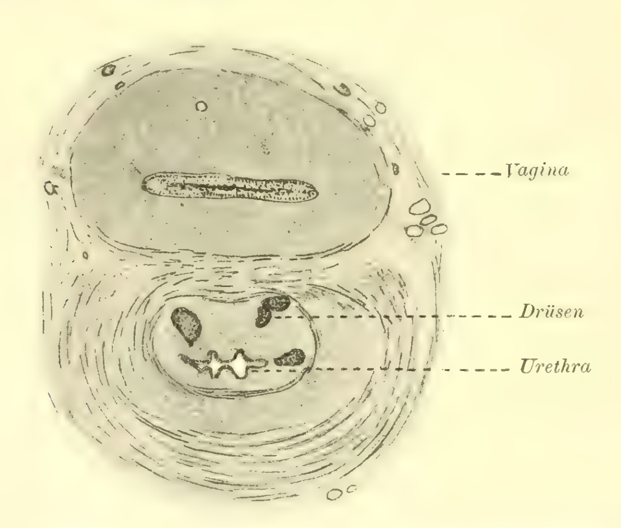


Fig. 509. Querschnitt durch Vagina und Urethra eines menschlichen Embryos von 4 Monaten, prostata-ähnliche Drüsenanlagen (Präparat von Dr. H. Meyer-Rüegg).

oder atrophiert später. Die ausgebildeten Drüsenschläuche erhalten relativ spät ein Lumen. Auch beim Weibe gehen vom distalen Abschnitte der Urethra ähnliche Drüsenanlagen aus, die dem kranialen

Teile der männlichen Prostata entsprechen: ihre Ausdehnung bleibt gering (Fig. 509, 4. Monat). Die Drüsenknospen sind bei beiden Geschlechtern mit mehrschichtigem Epithel gefüllt und erhalten erst im postfötalen Leben ein Lumen.

Die BARTHOLINI'schen Drüsen sind nach VITALIS MÜLLER (1892) bei Embryonen von 4—8 cm Scheitel-Steißlänge paarige Einsenkungen des Urogenitalsinus-Epithels. Sie verzweigen sich bald und ihre Enden erhalten den Charakter der Endstücke verzweigt tubulöser Drüsen. Die COWPER'schen Drüsen haben gleichen Ursprung und gleiche Bildungsweise. Bei Echidna leitet KEIBEL die COWPERschen Drüsen vom Ektoderm der sekundären Kloake ab. Sollte nicht, was abzuwarten ist, die oben genannte Ableitung dieser Drüsen vom entodermalen Sinus urogenitalis auf Irrtum beruhen, begründet durch die unscharfe Unterscheidung von Ektoderm und Entoderm, so müßten die Drüsen bei höheren Säugetieren als etwas von denjenigen der Monotremen Verschiedenes aufgefaßt werden.

Außer den beschriebenen Drüsengängen kommen bei weiblichen Säugern Gänge mesodermaler Abkunft in Betracht, indem, wie schon p. 804 angedeutet, Reste der primären Harnleiter neben Urethra und Vagina münden als paraurethrale Gänge. Von denselben können als Knospen sekundäre Kanälchen abzweigen, die vielleicht den Samenblasen gleichzusetzen sind.

Mißbildungen der äußeren Genitalien.

Da die Kloakenmembran und damit die Kloake ursprünglich bis zur Nabelgegend reicht, ist die Möglichkeit gegeben, daß die Kloake sich in dieser ganzen Ausdehnung nach außen öffnet, in welchem Falle die Bindegewebsbildung des Kloakenhöckers zwischen Blase und Kloakenmembran unterbleibt und nur die paarigen Seitenpartieen dieses Höckers und damit ein geteilter Phallus zur Ausbildung kommen. Diese frühembryonale ausgedehnte Mißbildung führt zu den verschiedenen Graden der Epispadie mit oder ohne Blasenspalte.

Eine mehr oder weniger tiefgehende Spaltung des Penis, Penischisis, oder der Clitoris ist mit der Blasenspalte fast regelmäßig verbunden und stellt, für sich allein auftretend, den geringsten Grad dieser Form von Mißbildung dar.

Geringer im Grade und später entstanden ist die Hypospadie, wo bei bereits entwickeltem Geschlechtsgliede beim männlichen Geschlechte die Schließung der Urethralrinne in einer mehr oder weniger ausgedehnten Strecke unterbleibt. Entsprechend dem natürlichen Entwickelungsgange betreffen die geringsten Grade der Hypospadie die Spitze der Penis. Daraus, daß es sich bei Hypospadie stets um Hemmungsbildung handelt, erklärt sich auch die häufige Verkümmerung und Verkrümmung des verbildeten Penis.

Eine Atresie des Anus oder des Sinus urogenitalis ist durch Persistenz und Mesenchymdurchwachsung der Kloakenmembran leicht zu erklären. Ebenso kann eine offene Mündung des Rectums in den Sinus urogenitalis unschwer einem ähnlichen Entwickelungsstadium zur Seite gestellt werden (vergl. Fig. 495 B, 496 C).

Litteratur-Nachweis.

Alle im Text erwähnten, in dieser Litteratur-Uebersicht nicht aufgezählten Werke bitte ich in der allgemeinen Litteratur-Uebersicht nachzusehen. Alle Arbeiten über Mißbildungen des Urogenitalsystems, welche nicht im Text citiert sind und welche keine beachtenswerte Mitteilungen über Entwickelung enthalten, sind fortgelassen worden.

Abraham, K. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs. Anat. Hefte. Heft 56/57. p. 591—669.* **1901.**

v. Ackeren, F. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der weiblichen Sexualorgane des Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVIII.* **1889.**

Ackermann. *Infantis androgyni historia. Jena* **1805.**

Aeby, Ch. *Die glatten Muskelfasern in den Eierstöcken der Wirbeltiere. Archiv Anat. u. Phys.* **1861.**

Agéron. *Beitrag zur Anatomie, Histologie und Physiologie der Ligamenta rotunda beim Neugeborenen. Diss. München* **1886.**

Akutsu. *Beiträge zur Histologie der Samenzellen nebst Bemerkungen über Lipochrome. Arch. path. Anat. Bd. CLXVIII.* **1902.**

Albinus. *Academicarum annotationes. Liber IV. Leidae* **1704.**

Albrecht, Paul. *Ueber die morphologische Bedeutung der Penischisis, Epi- und Hypospadie. Biol. Centralbl. Bd. VI.* **1886.**

Alessandrini, G. *Contribuzione alla conescenza dello sviluppo dell'ovario nel periodo dell'infanzia. Policlin. Roma. A. 1.* **1893/94.**

Alexenko, N. *Contribution à l'histologie normale et pathologique des ovaires de la femme. Ann. de gynécol. Vol. XXXV.* **1891.**

Alix, E. *Sur les organes de la parturition chez les Kanguroos. C. R. Acad. Paris. T. LXII.* **1866.**

Allen, B. M. *The embryonic development of the ovary and testis of the Mammalia. Biol. Bull. Marin. biolog. laboratory Woods Holl Mass. Vol. V.* **1903.**

— *The embryonic development of the ovary and testis of the Mammalia. Amer. Journ. Anat. Vol. III. p. 89—146.* **1904.**

— *The origin of the sex-cords and rete-cords of Chrysemys Science. Vol. XXI. N. S.* **1905.**

— *The embryonic development of the rete-cords and sex-cords of Chrysemys. 1 Taf. 6 Textfig. Amer. Journ. Anat. Vol. V. p. 79—94.*

Amann, J. A. *Beiträge zur Morphogenese der Müller'schen Gänge und über accessorische Tubenostien. Archiv f. Gynäk. Bd. XLII.* **1892.**

— *(Hymen.) Diskussion zu Klein: Entstehung des Hymen. Ges. Morphol. u. Physiol. München.* **1893.**

— *Ueber Bildung von Ureiern und primärfollikelähnlichen Gebilden im senilen Ovarium. Festschr. für Kupffer. Jena* **1899.**

Ampt, Carl, *Ueber das Parovarium (Epoophoron) bei Neugeborenen und Erwachsenen. Diss. Berlin* **1895.**

Ancel, P. et **Bouin, P.** *Histogénèse de la glande interstitielle du testicule chez le porc. C. R. soc. biolog. Paris. T. LV. p. 1680.* **1903.**

— *Sur les relations, qui existent entre le développement du tractus génital et celui de la glande interstitielle chez le porc. C. R. Assoc. anat. Toulouse 1901. Bibliogr. anat. suplém. p. 47—48.* **1904.**

— *Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle du testicule des mammifères. II. Journ. de physiol. et path.* **1905.**

d'Antin. *Étude sur l'épithélium ovarien. Thèse. Paris* **1882.**

Argutinski. *Beiträge zur normalen und patholog. Histologie der Niere. Halle* **1877.**

Arndt, R. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Ruthenknochens. Erlangen 1890.*

Aschoff, L. *Ueber die Lage des Paroophorons. Verh. dtsch. path. Ges.* **1900.**

Aubert. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Fische. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. V.* **1854.**

Audigé, J. *Sur quelques particularités observées dans les tubes rénaux du barbeau (Barbus fluviatilis Agass.). C. R. Acad. sc. Par. T. CXXXVI. No. 24. p. 1473—1474.* **1903.**

Auerbach. *Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen, nebst Bemerkungen zum Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1891.**

Autenrieth. *Bemerkungen über die Verschiedenheit der Geschlechter und ihrer Zeugungsorgane als Beitrag zu einer Theorie der Anatomie. Reils Arch. f. Physiol. Bd. VII.* **1807.**

Ayers, H. *Untersuchungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrb. Bd. X.* **1885***a.*

Ayers, H. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XVIII.* **1885***b.*

— *Contribution to the morphology of the vertebrate head. Zool. Anz. Bd. XIII. p. 504 bis 507.* **1890.**

— *Bdellostoma dombegi Lac. Woods Holl Lectures. p. 125—161.* **1893.**

Bab, Hans. *Ueber Duplicitas tubae Fallopii und ihre entwickelungsgeschichtliche Genese. Arch. Gynäkol. Bd. LXXVIII.* **1906.**

v. Babo, Agnes. *Ueber intraovarielle Bildung mesonephrischer Adenomyome und Cystadenome. Arch. Gynäk. Bd. LXI.* **1900.**

v. Baer, K. E. *Bericht über die anatomische Anstalt zu Königsberg (Harnorgane der erwachsenen Ganoiden).* **1819.**

— *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig* **1835.**

— *Entwickelungsgeschichte der ungeschwänzten Batrachier. Bull. Acad. imp. de St. Pétersbourg.* **1836***a.*

— *Doppelter Muttermund der einfachen Fruchthälter vom Ameisenfresser. Müllers Arch. Anat. u. Phys.* **1836***b.*

— *Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig* **1838.**

Bakounine, S. *Sur l'activité sécrétrice des epithéliums de Wolff et des épithéliums rénaux dans les premiers jours de développement embryonnaire. Inst. path. des incurables, Naples (auch in Arch. ital. biol.).* **1895.**

Balbiani, E. G. *Leçons sur la génération des vertébrés. Paris* **1879.**

— *Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. Zool. Anz.* **1883.**

Balfour, F. *On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. Journ. Anat. and Phys. Vol. X. p. 17—48.* **1876***a.*

— *The development of Elasmobranch Fishes. Ibid. Vol. XI. Part. 1.* **1876***b.*

— *A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. p. 1—295. London. Macmillan & Co.* **1878***a.*

— *On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XVIII. p. 312—438.* **1878***b.*

— *Die Kopfniere der ausgewachsenen Teleostier und Ganoiden. Biol. Centralbl. Bd. I. p. 459—461.* **1881***a.*

— *Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsch von B. Vetter. Jena* **1881***b.*

— *The pronephros of Teleosteans and Ganoids. Brit. assoc. Reports.* **1881***c.*

— *On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the head-kidney or pronephros. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXII. p. 12—16.* **1882.**

— *and* **Sedgwick, A.** *On the existence of a rudimentary head-kidney in the embryo chick. Proc. R. Soc. London. Vol. XXVII. p. 443—446.* **1878.**

— *On the existence of a head-kidney in the embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIX. p. 1—20.* **1879.**

— *On the existence of a head-kidney in the embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct. Studies f. the morph. Labor. Cambridge.* **1880.**

Ballantyne, J. W. *The labia minora and hymen. Edinb. med. journ.* **1888.**

— *and* **Williams, J. D.** *The histology and pathology of the Fallopian tube. Brit. med. journ.* **1891.**

Ballowitz. *Ueber angeborenen einseitigen vollkommenen Nierenmengel. Virchows Arch. Bd. CXXXXI.* **1895.**

Bandler, S. W. *Die Dermoidcysten des Ovariums, ihre Abkunft von dem Wolff'schen Körper. Arch. Gynäk. Bd. LXI.* **1900.**

Banks, W. M. *On the Wolfian bodies of the foetus and their remains in the adult; including the development of the generative system. (Price Thesis.) Edinburgh* **1864.**

Barkow, H. C. L. *Anatomisch-physiologische Untersuchungen, vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. Meckels Arch.* **1829.**

Barrois, Th. Ch. *Contribution à l'étude des enveloppes du testicule. Thèse. Lille* **1882.**

Barry, M. *Researches in embryology. Philos. Trans. Roy. Soc. London* **1839.**

Bataillon, E. *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures. Thèse de Paris* **1891** *(et Annual l'univers. Lyon. T. II).*

Bauhinus. *De corporis humani fabrica. L. IV. Basileae* **1590.**

— *De natura hermaphroditorum. Frankfurt* **1591.**

Bayer, Heinrich. *Zur physiologischen und pathologischen Morphologie der Gebärmutter. Freund gynäk. Klinik.* **1885.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte der Gebärmutter. Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. LXXIII. p. 422—437. Festschrift für Kussmaul.* **1902.**

— *Vorlesungen über allgemeine Geburtshülfe. T. I. Entwickelungsgeschichte des weiblichen Genitalapparates. Straßburg* **1903.**

Beard, J. *The origin of the segmental duct in Elasmobranch. Anat. Anz. Bd. II. p. 646—652.* **1887.**

Beard, J. *Morphological Studies: II. The development of the peripheral nervous system of vertebrates. Pt. I. Elasmobranchii and aves. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIX. p. 153 bis 227. Pl. XVI—XXI.* **1888.**
— *On the early development of Lepidosteus osseus. Proc. R. Soc. London. Vol. XLVI p. 108—118.* **1889.**
— *The interrelationships of the Ichthyopsida. A contribution to the morphology of vertebrates. Anat. Anz. Bd. V. p. 146—157 u. p. 179—188.* **1890.**
— *Notes on Lampreys and Hags. Ibid. Bd. VIII.* **1893.**
— *The pronephros of Lepidosteus osseus. Ibid. Bd. X.* **1894.**
— *The morphological continuity of the germ cells in Raja batis. Ibid. Bd. XVII. p. 465 bis 485.* **1900.**
— *The germ cells of Pristiurus. Ibid. Bd. XXI. p. 50—61.* **1902** *a.*
— *The determination of sex in animal development. Ibid. Bd. XX. p. 556—561.* **1902** *b und Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XVI. p. 703—763.* **1902** *c.*
— *The numerical law of the germ cells. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 189—200.* **1902** *d.*
— *Heredity and the epicycle of the germ cells. Biol. Centralbl. Bd. XXII. p. 321—408.* **1902** *e.*
— *The germ cells of pristiurus. Anat. Anz. Bd. XXII.* **1903.**
— *The germ cells. Part. 1. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXVIII. p. 1—69 (n. Separatabzug).* **1904.**
Beauregard, H. *Contribution à l'étude de développement des organes génitaux-urinaires chez les mammifères. Thèse de Paris. No. 240.* **1877.**
— *Origine préputiale des glandes à parfum des mammifères. Cinquant. Soc. biol. Paris. Vol. jubil.* **1899.**
— *et* **Boulart.** *Recherches sur l'appar. génito-urinaires des Balanides. Journ. de l'Acad. de Paris. T. XVIII.* **1882.**
Beck, B., *Ueber die Bildung der gemeinschaftlichen Scheidenhaut bei Ortsveränderungen des Hodens. Wien. med. Zeitschr.* **1847;** *Schmidts Jahrb. Bd. LVII.* **1848.**
Becker, O. *Ueber Flimmerepithelium. Moleschotts Unters. II.* **1857.**
— **W.** *u.* **Lenhoff, R.** *Körperform und Lage der Nieren. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 24. p. 508—510.* **1898.**
Beddard, F. E. *The ovarian ovum of Protopterus. Zool. Anz. Bd. IX.* **1886** *a.*
— *Note on the ovarian ovum in the Dipnoi. Ibid. Bd. IX.* **1886** *b.*
— *Observations of the ovarian ovum of Lepidosiren. Proc. Zool. Sc. Lond.* **1886** *c.*
— *Observations on the development and structure of the ovum in the Dipnoi. Ibid.* **1886** *d.*
Beer, E. *Ueber das Vorkommen von zweigeteilten Malpighi'schen Körperchen in der menschlichen Niere. Zeitschr. f. Heilk. Bd. XXIV. p. 334—337.*
Beigel, H. *Ueber accessorische Ovarien. Wien. med. Woch.* **1877.**
— *Zur Entwickelung des Wolff'schen Körpers beim Menschen. Med. Centralbl. No. 27.* **1878** *a.*
— *Zur Naturgeschichte des Corpus luteum. Arch. f. Gynäk. Bd. XIII.* **1878** *b.*
Beissner, H. *Der Bau der samenableitenden Wege bei Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LIII. p. 168—179.* **1899.**
Benda, C. *Die Entwickelung des Säugetierhodens. Verh. Anat. Ges. Bd. III.* **1889.**
— *Neuere Mitteilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Verh. Physiol. Ges. Berlin in Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.* **1891.**
— *Hermaphroditismus und Mißbildungen mit Vermischung des Geschlechtscharakters. Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anat.* **1897.**
Bergh, R. S. *Die Metamorphose von Aulastoma gulo. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. VII.* **1885.**
— *Die Exkretionsorgane des Wurmes, eine Uebersicht. Kosmos. Bd. XVII. p. 97—122.* **1885.**
— *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.* **1886.**
— *Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. VIII. p. 223—248.* **1888.**
— *Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden: I. Zur Entwickelung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. L. p. 469—526.* **1890.**
— *Nochmals über die Entwickelung der Segmentalorgane. Ebenda. Bd. LXVI. p. 435—449.* **1899.**
— **R.** *Symbolae ad cognitionem genitalium externorum femineorum. Monatschr. f. prakt. Dermatol. Bd. XXV.* **1898.**
Bergmann, W. *Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIII. p. 278—301.* **1902.**
Bert, M. P. *Sur l'Amphioxus. C. R. Acad. sc. Par. T. LXV.* **1867.**
Berté *e* **Cozzi.** *Contributo alla anatomia dell ovario della donna gravida. Riv. clinica Bologna.* **1884.**
Bertelli, D. *Pieghe dei reni primitivi, contributo alla morfologia e allo sviluppo del diaframma. Pisa.* **1897;** *Atti d. Soc. Tosc. di Sc. nat. Vol. XVI. p. 72—108.* **1898.**

Betz, Fr. *Ueber den Uterus masculinus etc. Müller's Arch. Anat. u. Physiol.* **1850.**

Bidder, F. H. *Ueber das Vorkommen zweier Ovula in einem Graaf'schen Follikel. Ebenda.* **1842.**

— *Vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. p. 1—74. Dorpat.* **1846.**

Bierfreund, M. *Ueber die Einmündungsweise der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis. Z. f. Geburtshilfe u. Gynäk. Bd. XVII.* **1889.**

Bischoff, Th. W. *Ueber Mißbildungen, nebst einer Einleitung über die Literaturgeschichte der Entwickelungsgeschichte. Braunschweig.* **1843.**

— *Ueber die Bildung des Säugetiereies und seine Stellung in der Zellenlehre. Sitz.-Ber. kgl. bayr. Akad. Wiss. Bd. I. p. 242.* **1863.**

— *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die äußeren weiblichen Geschlechts- und Begattungsorgane des Menschen und der Affen, insbesondere der Anthropoiden. Abh. bayr. Akad. Wiss. II. Cl. Bd. XIII. Abt. 2.* **1879.**

Billroth. *Ueber fötales Drüsengewebe in Schilddrüsengeschwülsten. Müller's Arch. Anat. u. Physiol.* **1856.**

Blacker. *A case of true unilateral Hermaphroditism with ovotestis occuring in man. Trans. obstet. soc. London. V. 38.* **1896.**

Bland, Sutton. *On the origin of certain cysts. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXX.* **1896.**

Bles, E. J. *On the communication between the peritoneal cavity and reinal veins trough the nephrostomial tubules in the frog. Proc. Cambridge phil. Soc. Vol. IX. p. 73—76.* **1896.**

— *On the openings in the wall of the body-cavity of the vertebrates. Proc. R. Soc. London. Vol. LXII. p. 232-247.* **1897.**

— *The corrolated distribution of abdominal pores and nephrostomes in fishes. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXII.* **1898.**

Blondel, R. et Chatinière, H. *Absence congénitale du vagin et d'organes génitaux internes. La ginécol.* **1905.**

Blumberg, M. u. Heymann, B. *Ueber den Ursprung, den Verlauf und die Bedeutung der glatten Muskulatur in den Ligamenta lata beim Menschen und bei den Säugetieren. Preisschr. Breslau.* **1895** *u. Arch. Anat. u. Physiol. a. A.* **1898.**

Blumreich, Ludwig. *Die Entwickelung der Fallopischen Tube beim Menschen. Med. Diss. Berlin.* **1895.**

Boas, J. E. V. *Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XVII. p. 271—287.* **1891.**

Bodenhauer. *A practical treatise of the aetiology of the congenital malformations of the rectum and anus. New York.* **1860.**

Böhi, U. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei Salmoniden. Morph. Jahrb., Bd. XXXII. p. 505—586.* **1904.**

Böhm. *Ueber die Erkrankung der Gartnerschen Gänge. Arch. Gynäk. Bd. XXI.* **1883.**

— *Entwickelung der äußeren Genitalien des Schafes. Morph. Jahrb. Bd. XXXIV.* **1905.**

Bókai. *Die zellige Verklebung der Vorhaut mit der Eichel bei Knaben in physiologischer und pathologischer Beziehung (ungarisch). Orvosi Hetilap.* **1860.**

Bonnet, R. *Ueber die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugetieren. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. München. Bd. III. p. 104—112.* **1887.**

— *Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern. Anat. Anz. Bd. III.* **1888***a.*

— *I. Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. II. Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Bildung der Extremitätenstummeln. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abteil.* **1888***b.*

— *Präparate und Zeichnungen zur Entwickelungsgeschichte des Schafes. Anat. Anz. Bd. III. p. 714—717; Verh. anat. Ges. Würzburg. Bd. II. p. 187—190.* **1888** *c.*

— *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafe. Archiv Anat. u. E.* **1889.**

— *Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere.* **1891.**

Borcea, J. *Sur le développement du rein et de la glande de Leydig. C. R. Acad. Sc. T. CXXXIX. No. 19. p. 747—749.* **1904.**

— *Note complémentaire sur la morphologie du rein des Elasmobranches. Bull. Soc. zool. France. T. XXIX. 209—210.* **1904.**

— *Recherches sur le système uro-génital des Elasmobranches. Arch. zool. exp. et gén. T. IV, p. 199—484.* **1905.**

— *Sur quelques faits relatifs au développement du rein des Elasmobranches. C. R. Acad. sc. Paris. T. CXL. p. 672—674.* **1905.**

Bordas, L. *Étude sur les organes urinaires et les organes reproduct. femelles du Dauphin Ann. sc. nat. Zool. Année LXV.* **1899.**

Born, L. *Ueber die Entwickelung des Eierstockes des Pferdes. Arch. Anat. u. Phys.* **1874.**
— **G.** *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Bresl. ärztl. Zeitschr.* **1881.**
— *Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei Säugetieren. Anat. Hefte. Ergebn. Bd. III.* **1894.**
— *Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. IV.* **1895.**
Bornhaupt, Th. *Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. Dorpat. p. 1—48.* **1867.**
Borsenkow, Jac. *Zur Entwickelungsgeschichte des Eies und des Eierstockes beim Huhn. Bull. Soc. imp. des nat. Moscou.* **1869.**
— *Genitalanlage des Hühnchens. Ebenda.* **1871.**
Böttger, A. *Ueber den Bau und die Quellungsfähigkeit des Froscheileiters. Arch. path. Anat. Bd. XXXVII.*
Bouillot, J. *Sur l'épithélium sécréteur du rein des batraciens. Journ. Microgr. Année VI. C. R. Soc. biol. Sér. VIII. T. III; C. R. Acad. sc. Par. T. XCV.* **1881—83.**
Bouin, P. *Étude sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère. Arch. Anat. micr. Par. T. I. p. 225—263.* **1897.**
— *et* **M.** *A propos des follicules de Graaf des mammifères. C. R. Soc. biolog. Par. T. LV. p. 1397.* **1903.**
— **M.** *Origine de corps adipeux chez Rana temp. Bibl. anat. T. VII.* **1899** *a.*
— *Expulsion d'ovules primordiaux chez les têtards de grenouille rousse. Ibid. T. VIII.* **1899** *b.*
— *Ébauche génitale primordiale chez Rana tempor. Note préliminaire. Ibid. T. VIII. p. 103—108.* **1900** *a.*
— *Histogenèse de la glande femelle chez Rana temporaria. Arch. Biol. T. XVII.* **1900** *b.*
— **C.** *et* **Ancel, P.** *Sur les cellules interstitielles du testicule des mammifères et leur signification. R. biolog. Nancy. C. R. Soc. biolog. Paris. T. LV. p. 1397.* **1903.**
— — *Sur la signification de la glande interstitielle du testicule embryonnaire. C. R. Soc. biol. T. LV. No. 37. p. 1682—84.* **1903.**
— — *La glande interstitielle, son rôle sur l'organisme etc. C. R. Soc. biolog. Paris. T. LV p. 1686.* **1903.**
— — *De la glande interstitielle du testicule des mammifères. 1. Rôle de la glande interstitielle chez les individus adultes. 2. Rôle de la glande interstitielle chez l'embryon, les sujets jeunes et âgés, ses variat. fonction. Journ. phys. et path. gén. T. VI. No. 6. p. 1012—1022. No. 7. p. 1039—1057.* **1904** *a.*
— — *Sur les variations dans le développement du tractus génital chez les animaux cryptorchules et leur cause. Bibl. anat. T. XIII. p. 61—68.* **1904** *b.*
— — *Sur un cas d'hermaphrodisme glandulaire chez les mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. T. LVII. p. 656—657.* **1904** *c.*
— — *La glande interstitielle du testicule chez le cheval. Arch. zool. expér. T. XXXIII.* **1905.**
Bourne. *On certain abnormalities in the common frog. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIV. p. 83—86.* **1884.**
Boveri, Th. *Ueber die Niere des Amphioxus. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXVII. p. 452—455.* **1890.**
— *Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. V. p. 429—507.* **1892** *a.*
— *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern des Amphioxus. Anat Anz. Bd. VII.* **1892** *b.*
— *Bemerkungen über den Bau der Nierenkanälchen des Amphioxus. Ebenda. Bd. XXV. p. 599—604.* **1904.**
Bowman. *Structure and use of the Malpighian bodies of the Kidney. Philos. Transact. London.* **1842.**
Bramann, F. *Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum und dem Gubernaculum Hunteri des Menschen. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1884.**
— *Der Proc. vagin. und sein Verhalten bei Störungen des Descensus testiculorum. Arch. klin. Chir. Bd. XL.* **1890.**
Brandt, A. *Ueber den Zusammenhang d. Gland. suprarenal. mit dem Parovarium resp. der Epidid. bei Hühnern. Biol. Centralbl. Bd. IX.* **1889.**
— *Fragmentarische Bemerkungen über das Ovarium des Frosches. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXVII.*
Brass, A. *Beiträge zur Kenntnis d. weibl. Urogenitalorg. der Marsupialier. Inaug.-Diss. Leipzig* **1880.**
Brauer, A. *Zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Gymnophionen. Zool. Anz. Bd. XXIII. p. 353—358.* **1900.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung u. Anatomie der Gymnophionen: 3. Die Entwickelung der Exkretionsorgane. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XVI. p. 1—176.* **1902.**

Brauer, A. *Sur le testicule et les voies spermatiques des Lémuricus en captivité. Journ. de l'anat. et de la phys. T. XL.* **1904.**
Braun, M. *Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems der einheimischen Reptilien. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg.* **1877.**
— *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien entwickelungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet. Arb. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. IV.* **1878.**
— *Aus der Entwickelungsgeschichte der Papageien. Tagebl. der 52. Versamml. deutscher Naturf. u. Aerzte in Baden-Baden.* **1879.**
— *Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei Säugetieren. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1882.**
Bridge, T. Wm. *Pori abdominales of Vertebrata. Journ. anat. phys. Vol. XIV. P. 1. p. 81—100.* **1879.**
Brock, J. *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IV.* **1878.**
— *Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. II.* **1881.**
Broman, J. *Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm Länge mit spezieller Bemerkung über die bei demselben befindlichen Hirnfalten. Schwalbe's morph. Arbeit. Bd. V. p. 169.*
Brook, G. *Note on the epiblastic origin of the segmental duct in Teleosts and birds. Proc. R. Soc. Edingburgh. Vol. XIV.* **1887.**
Broom, A. *A contribution to the development of the common Phalanger. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales.* **1898.**
Brown. *Variation in posit. and developm. of the kidney. Journ. Anat. and Physiol. Vol. XXVIII.* **1894.**
Brugnoni, J. *De testium in foetu positu, de eorum in scrotum descensu, de tunicarum, quibus hic continetur, numero et origine. August. Taur.* **1785.**
v. Brunn, A. *Die Rückbildung nicht ausgestoßener Eierstockseier bei den Vögeln. Beitr. z. Anat. u. Embr. Festgabe f. Jac. Henle. Bonn* **1882.**
Budge, J. *Ueber das Harnreservoir der Wirbeltiere. Mitt. d. naturw. Ver. f. Vorpommern u. Rügen. p. 1—124.* **1875.**
— *Ueber die Harnblase bei Vogelembryonen. Deutsche med. Wochenschr. Bd. VII.* **1881.**
Budgett, J. S. *Observations on Polypterus and Protopterus. Proc. Cambridge phil. Soc. Vol. X.* **1900.**
— *The habits and development of some West African Fishes. Ibid. Vol II.* **1901.**
Budin. *Recherches sur l'hymen et sur l'orifice vaginae. Progrès médical.* **1879.**
Bühler, A. *Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge beim Fuchs und Menschen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LVIII. p. 314—339.* **1894.**
— *Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. II. Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXXI.* **1902.**
Bürkner, R. *Abbildungen zur Lehre von den Unterleibsbrüchen nebst einer ausführlichen Darstellung des Herabsteigens des Hoden. Berlin* **1844.**
Bujor, P. *Contribution à l'étude de la metamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Rev. biol. Lille. Année III. p. 301—315, 325—339, 365—390, 417—426, 474—486. Année VI. p. 41—64.* **1891.**
Bullinger, J. *Ueber den distalen Teil der Gartnerschen (Wolffschen) Gänge. Med. Inaug.-Diss. München.* **1896.**
Burdach, Fr. *Die Metamorphose der Geschlechter oder die Entwickelung der Bildungsstufen, durch welche beide Geschlechter ineinander übergehen. Anat. Unters. H. I.* **1814.**
— *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. 1. u. 2. Aufl. Leipzig* **1828—1835.**
Burger, H. *Ontwikkeling van de Müllersche gang bij Vogels. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 2 Serie. Deel. III.* **1891.**
— *Het onstaan van de Müllerschen gang bij de Amnioten. Handel. Ned. Natuur- en Geneesk. Congres Groningen. p. 239—242.* **1893.**
— *De ontwikkeling van de Müllersche gang bij de eend en de bergeend. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 2. Serie. Jahrg. 4. Auch Inaug.-Diss. Leiden.* **1894.**
Bürger, O. *Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. L.* **1890.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. IV. p. 697 f.* **1891.**
— *Neue Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LVIII.* **1894.**
Burghardt, E. *Beiträge zur Kenntnis des Amph. lanceolat. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXIV (N. F. Bd. XXVII).* **1900.**
Burne, R. H. *The porus genitalis in the Myxinidae. Journ. Linnean Soc. Zoology. Vol. XXVI. p. 487—495.* **1898.**

Burnett, W. H. *Researches on the development and intimate structure of the renal organs of the four classes of the Vertebrata. American. Journ. Sc. and Arts. Vol. XVII.* **1854.**
Cadiat, L. O. *Sur l'époque de la formation du cloaque chez l'embryon du poulet. C. R. Acad. Paris. T. LXXXVI.* **1878.**
— *De la formation des ovules et des vésicules de Graaf. Gaz. méd. Paris.* **1880.**
— *De la formation des ovules et de l'ovaire chez les mammifères et les vertébrés ovipares. C. R. Acad. Paris. T. XC.* **1880.**
— *De la formation chez l'embryon et chez l'adulte des vésicules de Graaf. Journ. anat. phys. T. XVII.* **1881.**
— *Mémoires sur l'utérus et les trompes. Ibid. T. XX.* **1884.**
— *Du développement du canal de l'Urèthre et des organes génitaux de l'embryo. Ibid. T. XX.* **1884.**
Calderwood, W. L. *The head-kidney of teleostean Fishes. Journ. marin. Biol. Ass. Vol. II.* **1891.**
— *A contribution to our knowledge of the ovary and inter-ovarian egg in Teleostans. Ibid. Vol. II.* **1892.**
Caldwell. *Embryology of Monotremata and Marsupialia. Philos. Trans. Vol. CLXXVIII.* **1887.**
Calzolaris. *Rapport entre la fonction du thymus et celle du testicule. Arch. ital. biolog. T. XXX.* **1898.**
Camper, Petrus. *Kleine Schriften II (1756) übers. von Herbell.* **1781.**
— *Icones herniarum. Edit. Sömering, Frankfurt u. Mainz.* **1801.**
Cannieu, A. *Recherches sur l'appareil reproducteur male du Cavia. Rev. sc. nat. de l'Ouest.* **1889.**
Carius, F. *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Inaug.-Diss. Marburg* **1888.**
v. Carus, J. *Ueber die Malpighischen Körper der Niere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. II.* **1850.**
Cavalié, M. *Sur le rein du dauphin. C. R. Soc. biol. Par. T. LV. (Réun. biol. Bordeaux) No. 5. p. 212—213.* **1903.**
— et **Jolget.** *Sur le rein du dauphin. Ibid. T. LIV. p. 878—880.* **1902.**
Chassaignac. *Note sur les corps cartilagineux libres de la tunique vaginale. Gaz. méd. Paris.* **1852.**
Chatin, J., *Recherches pour servir à l'histoire anatomique des glandes odorantes des mammifères. Ann. sc. nat. zool. T. IX.* **1885.**
Chiarugi. *Ricerche sulla struttura dell' ovaja della lepre. Atti Accad. fisiocr. Siena. Vol. IV.* **1885.**
Chievitz, J. H. *Beobachtungen und Bemerkungen über Säugetiernieren. Arch. Anat. u. Embr. Suppl. p. 80—107.* **1897.**
— *Om Pattedyrnyrer. Foredrag Biolog Selskab, Hospitals Tidende. R. 4. Bd. VI.* **1898.**
— *A research on the topographical anatomy of the full-term human foetus in situ. Copenhagen* **1899.**
Clark, J. G. *The origin, development and degeneration of the blood vessels of the human ovary. John Hopkins Hosp. Rep. Vol. IX.* **1901.**
— **S. F.** *The early development of the wolffian body in Amblystoma punctatum. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. II.* **1881.**
Cleland, J. *The mechanisme of the gubernaculun testis. Edinburgh* **1856.**
— *Later foetal development of the vagina and uterus in the human subjects. Memoranda. Vol. I.* **1889.**
— *Duplicity of cervix uteri in Trichechus and Ataria. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIV.* **1900.**
Clivio, J. *Di alcune particolarità anatomiche osservate in ovaje infantili. Ann. Ostetr. e Ginocol. Anno XXV. p. 426—55.* **1903.**
Coblenz, H. *Zur Entwickelungsgeschichte der inneren weiblichen Sexualorgane beim Menschen im Zusammenhange mit pathologischen Vorgängen. Zeitschr. ges. Naturw. 3. Folge. Bd. VI.* **1881.**
Coert, H. J. *Over de Ontwikkeling en den Bouw van de Geschlachtsklier bij de Zoogdieren meer in het bijzonder van den Eierstok. Diss. inaug. Leiden* **1898.**
Colberg. *Zur Anatomie der Niere. Centralbl. med. Wiss.* **1863.**
— *Die Nieren des Menschen und der Säugetiere.* **1865.**
Cole, Fr. J. *On case of hermaphrodit in Ran. temp. Anat. Anz. Bd. XI.* **1895.**
— *On the structure and morphology of the intromittent sac of the male guinea pig. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXII.* **1898.**
— *Notes on Myxine. Anat. Anz. Bd. XXVII. p. 323—326.* **1905.**
Cooper, Astley. *Bildung und Krankheiten des Hodens. Weimar* **1832.**
Cope, E. D. *On the hemipenis of the Sauria. Proc. Acad. Nat. Soc. Philadelphia.* **1896.**

Cornil. *Sur l'épithelium, qui recouvre le glomérule du rein chez le nouveau-né. Bull. et Mém. Soc. anat. Par. Année LXXVIII. Sér. 6. T. V.*

Cosentino, G. *Sulla questione dello sviluppo e della maturazione dell follicolo di Graaf durante la gravidanza. Arch. ostetr. e ginecol. Anno IV.* **1897.**

Coste. *Recherches sur la génération des mammifères. Paris* **1834.**

— *Recherches sur le corps de Wolff chez les mammifères et les oiseaux. Ann. sc. nat. T. XIII.* **1844.**

— **P. et Delpech.** *Recherches sur le corps de Wolff chez les mammifères et les oiseaux. Ibid. T. XIII.* **1844.**

— *Recherches sur la loi de production des sexes: observations sur des oeufs de poule d'une même ponte. C. R. T. LVIII.* **1864.**

Courant. *Ueber die Präputialdrüsen des Kaninchens. Arch. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LXII.* **1902.**

Cowper, Guil. *De glandulis urethrae. London* **1702.**

— *Glandularum quarundarum nuper detectarum descriptio. London* **1702.**

Cramer, H. *Bemerkungen über das Zellenleben des Froscheies. Müllers Arch. Anat. u. Phys.* **1848.**

— *Beiträge zur Kenntnis der Bedeutung und Entwickelung des Vogeleies. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. I.* **1868.**

Crety, C. *Contribuzione alla conescenza dell'ovario dei Chirotteri. Ricerche lab. anat. norm. Roma. Vol. III.* **1893.**

Cullingworth, J. A. *Note on the anatomy of the hymen and on that of the posterior commission of the vulva. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVII.* **1893.**

Cunéo, B. et Veau, Victor. *De l'origine péritoneal des aponévroses prévésicales. C. R. Soc. biolog. Paris.* **1898.**

— *De la signification des aponévroses prévésicales. Journ. de l'anat. et de la phys. Vol. XXXV.* **1899.**

Cunningham, J. T. *On the development of the oviduct in Teleosteans. Proc. R. Soc. Edinburgh* **1867 68.**

— *Reproductive elements in Myxine glutinosa. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVII.* **1887.**

— *The nephridia of Lanice conchilega Malmyren. Nature. Vol. XXXVI.* **1887.**

— *On some points in the anatomy of Polychaeta. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVIII.* **1888.**

— *The reprod. organs of Bdellostoma and Teleostean ovum from West Coast of Africa. Ibid. Vol. XXXIII.* **1893.**

— *On the histology of the ovarian ova in certain marine fishes. Ibid. Vol. XL. p. 101—163.* **1898.**

Curling, T. B. *A practical treatise on the diseases of the testicles. Philadelphia. 1. edit.* **1843.** *IV. edit.* **1878.**

Czerny, A. *Das Giraldès'sche Organ nach Untersuchungen an Kaninchen, Hunden und Katzen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII.* **1889.**

Dalla Rosa, L. *Ein Fall von Uterus bicornis mit Ligamentum rectovesicale. Zeitschr. f. Heilk. Bd. IV.* **1883.**

Dansky, J. *und* **Kostenitsch, J.** *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Keimblätter und des Wolffschen Ganges im Hühnerei. Mém. Acad. imp. Sc. Pétersbourg. Bd. XXVII.* **1880.**

Danz. *Zergliederungskunde des neugeborenen Kindes (Descensus testis). Frankfurt und Leipzig,* **1792.**

Daudt, W. *Beiträge zur Kenntnis des Urogenitalapparates der Cetaceen. Inaug.-Diss. Jena* **1898.**

Davy, J. *On the male organs of some of the Cartilaginous Fishes. Philos. Trans. R. Soc. London. p. 139—149.* **1839.**

— *Fragmentary notes on the generative organs of some Cartilaginous Fishes. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXII. p. 491—505.* **1861.**

Dean, B. *On the development of the Californian Hag-fish. Quart. Journ. micr. Sc. p. 269—279.* **1897** *a.*

— *On the larval development of Amia calva. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. IX. p. 637—672.* **1897** *b.*

— *On the development of the Californian Hag-fish, Bdellostoma stouti L. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL. p. 269—279.* **1898.**

— *Notes on the development of a Myxinoid. Science. N. S. Vol. IX.* **1899** *a.*

— *On the embryology of Bdellostoma stouti. Festschr. für C. v. Kupffer. p. 221—276.* **1899** *b.*

Debierre, Ch. *Développement de la vessie, de la prostate et du canal de l'urèthre. Thèse Paris* **1883.**

— *et* **Pravaz, J.** *Contribution à l'étude du muscle crémaster, du gubernaculum testis et de la migration testiculaire. Lyon méd.* **1886.**

— *Le crémaster et la migration testiculaire. C. R. Acad. Paris. T. CII.* **1886.**

Debrand. *Des rétrécissements du conduit vulvovaginal ou voies génitales antérieures. Thèse Paris* **1884.**
Deniker, J. *Sur un foetus de Gorilla. C. R. Acad. Paris. T. XCVIII.* **1884.**
Derjugin, K. *Ueber einige Studien in der Entwickelung von Lophius piscatorius. Trav. Soc. imp. Pétersbourg. T. XXXIII. p. 1—45.* **1902.**
Destot et **Bérard.** *La circulation artérielle du rein étudiée d'après des radiographies. C. R. Soc. biol. T. III. p. 957—958.* **1896.**
D'Evant, T. *Intorno alle omologie del canale di Malpighi-Gärtner. Note istologiche sui alcuni residui embrionali paraovarici. Giorn. Ass. Napol. med. e natur. Anno XII. p. 287—303.* **1892** *a.*
— *Intorno al un appendice peduncolata del mesosalpinge. Contrib. alla embriogenia delle parasalpinge. Ass. med.-chir. Napoli. Anno LVI. No. 3. 15 p.* **1902** *b.*
Dirmoser. *Beitrag zur Pathologie des Vestibulum vaginale (paravaginale Gänge). Wien. klin. Wochenschr.* **1899.**
Disse, J. *Ueber die Entwickelung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Marb. Sitz.-Ber. p. 45—55.* **1904.**
— *Untersuchungen über die Umbildung der Kloake und die Entstehung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Anat. Hefte. 1. Bd. XXVII.* **1905.**
Disselhorst, R. *Der Harnleiter der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Bd. IV. H. 11. p. 129—191.* **1894.**
— *Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere und des Menschen. Tübingen* **1897.**
— *Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialier. Semon's zoöl. Forschungsreisen. Bd. III. T. 2.* **1904** *a.*
— *Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. Oppels Hdb. vergl. mikr. Anat. Bd. IV.* **1904** *b.*
Döderlein. *Vergleichende Untersuchungen über Fruchtwasser und fötalen Stoffwechsel. Arch. f. Gynäk. Bd. XXXVII.* **1890.**
Doflein, F. *Zur Entwickelungsgeschichte von Bdellostoma stouti L. Verh. deutsch. zool. Ges. Hamburg. p. 21—30.* **1899.**
Dohrn. *Ueber die Müller'schen Gänge und die Entwickelung des Uterus. Monatsschr. f. Geburtsk. Bd. XXXIV. p. 382—384.* **1869.**
— *Zur Kenntnis der Müller'schen Gänge und ihrer Verschmelzung. Berichte Marb. Ges. Bd. IX.* **1871.**
— *Ueber die Entwickelung des Hymens. Berichte Marb. Ges.* **1875.**
— *Referat über die Verhandlungen der Naturforscherversammlung zu Kassel 1878. Centralbl. f. Gynäk.* **1878.**
— *Ueber die Gärtner'schen Kanäle beim Weibe. Arch. Gynäk. Bd. XXI.* **1883.**
Dohrn, R. *Die Bildungsfehler des Hymens. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XI.* **1884.**
Dönitz, W. *Ueber die Niere des afrikanischen Elefanten. Arch. f. Anat. u. Phys.* **1872.**
Drasch, C. *Ueber das Vorkommen zweierlei verschiedener Gefäßknäuel in der Niere. Wiener Sitz.-Ber.* **1878.**
Dufossé. *De l'hermaphrodisme chez le Serran. Ann. sc. nat. Paris. Sér. IV. T. V.* **1856.**
Dupont. *Étude sur le développement des organes génito urinaires. Thèse Paris.* **1877.**
Dursy, E. *Ueber den Bau der Urnieren des Menschen und der Säugetiere (über den Wolff'schen Körper und seinen Ausführungsgang). Tagb. 39. Vers. Naturf. u. Aerzte in Gießen.* **1864.**
— *Ueber den Bau der Vorniere des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. ration. Med. Bd. XXIII.* **1865.**
— *Der Primitivstreif des Hühnchens. Lahr, Schaumburg & Co.* **1867.**
Duval, M. *Hermaphroditisme. Rev. scient.* **1881.**
— *Sur le développement de l'appareil génito-urinaire de la grénouille. I. Le rein précurseur. Montpellier, Böhm et fils.* **1882.**
Duvernoy, G. L. *Suite des fragments sur les organes génito-urinaires des Reptiles. C. R. Acad. sc. Par.* **1844.**
— *Ueber die Geschlechts- und die Harnorgane der dauernd geschw. Batrachier. Frorieps Not. No. 203.* **1847.**
— *Troisième et quatrième fragment sur les organes génito-urinaires des Reptiles. L'Inst. T. XVII. Paris* **1849.**
— *Fragments sur les organes génito-urinaires des Reptiles et leur produits. 3. fragment: Sur l'appareil de la génération chez les mâles plus particulièrement, et chez les femelles des Salamandres et des Tritons. Mém. Acad. Sc. T. XI. p. 17—74; dazu Appendice. p. 75—95.* **1851.**
Dzondi. *Supplementum ad anatomiam et physiologiam potissimum comparatam (Urnierenreste). Leipzig* **1806.**
Eber, A. *Weibliche Genitalien bei Tieren. Ergeb. allgem. Path. u. path. Anat. Jahrg. III.* **1898.**

Eberth. *Die männlichen Geschlechtsorgane, in Bardeleben's Handbuch der Anatomie. Jena* **1904.**

Ecker. *Icones physiologicae. Bd. IV. Leipzig* **1851—1859.**

Egli, Th. *Beiträge zur Anatomie der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane. I. Zur Entwickelung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Inaug.-Diss. Zürich* **1876.**

Ehlers, E. *Zur Kenntnis der Eingeweide von Lepidosiren. Vorl. Mitteil. Göttinger Nachr., math.-phys. Klasse.* **1895.**

Eichbaum, F. *Untersuchungen über den Descensus testiculorum. Rev. f. Tierheilk. Bd. VI; ref. Deutsch. Medztg. Bd. IV.* **1883.**

— *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Clitoris der weiblichen Haussäugetiere. Arch. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. XII.* **1886.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung der Schwellkörper des Penis und der Harnröhre. Dtsche Zeitschr. f. Tiermed. Bd. XIII. p. 373—417.* **1888.**

Eigenmann, C. H. *On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus. Journ. Morph. Vol. V. p. 481—492.* **1891.**

— *Sex differentiation in the oviparous Teleost Cymatogaster. Arch. Ent.-Mech. Bd. IV. p. 125—179.* **1897.**

Eisig, H. *Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. I.* **1878.**

— *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitten, nebst Untersuchungen zur vergl. Anatomie und Physiologie. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. XVI.* **1887.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden. Mitteil. d. zool. Station Neapel. Bd. XIII. p. 1—[illegible].*

Eismond, J. *Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-oeufs en particulier. Bibl. anat. T. VI. p. 306—322.* **1898.**

Ellenberger. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die histologische Einrichtung des Uterus der Tiere. Arch. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. V.* **1879.**

Emery, C. *Le specie del genre Fierasfer nel golfo di Napoli e regioni limitrofe. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. II.* **1880.**

— *Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biol. Centralbl. Bd. I.* **1881.**

— *Studi intorno allo sviluppo ed alla morfologia del rene dei Teleostei. Mem. Real. Acad. dei Lincei. Ser. 3a. Vol. XIII.* **1882***a.*

— *Études sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux. Arch. ital. Biol. T. II.* **1882***b.*

— *Ric. embriol. sul rene d. Mammiferi. Roma Lincei.* **1883.**

— *Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Arch. ital. Biol. T. IV.* **1883.**

— *Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Erwiderung an Herrn S. Grosglik. Zool. Anz. Bd. VIII.* **1885.**

Etienne. *De l'urèthre de la femme et de la portion membraneuse de l'homme. Thèse Nancy* **1879/80.**

Ewart, J. C. *Note on the abdominal pores and urogenital sinus of the Lamprey. Journ. Anat. and Phys. Bd. X.* **1876.**

Fabricius ab Aquapendente, Hier. *De formato fetu. Patav* **1618.**

Falcone, Cesare. *Sui fenomeni di neoformazione ovarica e follicolare nell'ovaja adulta. Monit. zool. A. X spl.* **1899.**

Falk. *Ueberzählige Eileiter und Eierstöcke. Berl. klin. Wochensch.* **1891.**

Fallopia, Gabr. *Compendium de anatome corporis humani.* **1588.**

Fantham, H. B. *On hermaphroditism and vestigial structures in the reproductive organs of Testudo graeca. Ann. and Mag. nat. hist. Vol. XVI. p. 120—126.* **1905.**

Farre. *Uterus and its appendages, in Todds Cyclop. Vol. suppl. V. London* **1849—52.**

Fehling. *Ueber die physiologische Bedeutung des Fruchtwassers. Arch. Gynäkol. Bd. XIV.* **1879.**

— *Lehrbuch der Frauenkrankheiten. Stuttgart* **1893.**

Félizet, G. et **Branca, Alb.** *Origine des cellules interstitielles du testicule. C. R. Soc. biol. T. LIV. Paris* **1902.**

Felix, W. *Zur Entwickelungsgeschichte der Vorniere des Hühnchens. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**

— *Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Habilitationsschr. Zürich, zugl. in Festschr. d. Univers. Zürich f. A. Kölliker.* **1891.**

— *Die Entwickelung des Exkretionssystems der Forelle. Anat. Verh. Basel* **1895.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte. Bd. VIII. p. 252—373, 377—458.* **1897***a.*

— *Die Price'sche Arbeit „development of the excretory organs of a Myxinoid" und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwickelung des Harnsystems. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 570—599.* **1897***b.*

Felix, W. *Zur Anatomie des Ductus ejaculatorius, der Ampulla ductus deferentis und der Vesicula seminalis des erwachsenen Mannes. Anat. Hefte. Bd. XVII.* **1901.**

— *Entwickelungsgeschichte des Exkretionssystems, von der Rückert'schen Arbeit (1888) bis in den Beginn des Jahres 1904. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. XIII.* **1904.**

Fellner, L. *Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Kloake. Wien. Sitz.-Ber. Bd. LXXI. Abt. 3.* **1875.**

Féré, Ch. *Persistance du canal de Nuck. Bull. Soc. anat. Paris T. LIII.* **1878.**

Ferraresi, C. *Canali di Gartner o di Malpighi. Atti Soc. ital. Ostetr. Ginec. Vol. III. p. 207—212.* **1897.**

Ferrata, Adolfo. *Sull' anatomia, sullo sviluppo e sulla funzione del rene. Arch. ital. Anat. Embryol. Vol. IV. p. 505—550.* **1905.**

Ferroni, E. *Note embriologiche ed anatomiche sull' utero fetale. Parte III. Sulla persistenza di residui embrionali e sul alcune forme abberranti o anormale nell' utero fetale. Ann. Ostetr. e Ginec. Anno XXIV. p. 1060—1125.* **1902.**

— *Per lo studio embriologico dell' imene. Ibid. Anno XXVI. p. 541—559.* **1904.**

Field, H. H. *The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. Vol. XXI. p. 201—340.* **1891.**

— *Ueber streng metamere Anlage der Niere bei Amphibien. Verh. deutsch. zool. Ges. p. 113—117.* **1892.**

— *Ueber die Gefäßversorgung und die allgemeine Morphologie des Glomus. Anat. Anz. Bd. VIII. p. 754—762.* **1893** *a.*

— *Zur Morphologie der Harnblase bei Amphibien. Morphol. Arb. Bd. IV.* **1893** *b.*

— *Morphologie de la vessie chez les Batraciens. Bull. Soc. zool. France. p. 1—3.* **1894** *a.*

— *Zur Entwickelung der Harnblase bei den Cöcilien. Anat. Anz. Bd. IX. p. 764—766.* **1894** *b.*

— *Sur le développement des organes excréteurs chez l'Amphiuma. C. R. Acad. sc. Par.* **1894** *c.*

— *Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlage bei den Amphibien. Anat. Anz. Bd. IX. p. 713—724.* **1894** *d.*

Fieux, G. *Étude de la musculature du col utérin à l'état de vacuité et pendant la grossesse. Ann. gynécol. et obstét. T. LIX.* **1903.**

Filatow, D. P. *Zur Entwickelungsgeschichte des Exkretionssystems der Amphibien. Anat. Anz. Bd. XXV. p. 33—67.* **1904.**

— *Entwickelungsgeschichte des Exkretionssystems bei den Amphibien. Bull. Soc. imp. Natural. Moscou. p. 266—334.* **1905.**

Fischel, W. *Ueber das Vorkommen von Resten des Wolff'schen Ganges in der Vaginalportion. Arch. Gynäk. Bd. XXIV.* **1884.**

Fischer, Eugen. *Beiträge zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utan. Diss. Freiburg 1898 u. Morphol. Arb. Bd. VIII.* **1899.**

Fleischl, E. *Das Ovarium masculinum. Centralbl. med. Wiss.* **1871.**

Fleischmann, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Raubtiere. Biol. Centralbl. Bd. VII.* **1887.**

— *Embryologische Untersuchungen. 1. Heft: Einheimische Raubtiere.* **1889.**

— *Die Entwickelung des Afters und der äußeren Geschlechtsorgane der Säugetiere. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Erlangen.* **1904.**

— *Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. XXX. I. Unterhössel, P., Die Eidechsen und Schlangen. p. 541—581. II. Hellmuth, K., Die Schildkröten u. Krokodile. p. 582—613. III. Pomayer, C., Die Vögel. p. 614—632. IV. Fleischmann, A., Die Säugetiere. V. Fleischmann, A., Die Stilistik des Urodeums und des Phallus bei den Amnioten. p. 653—675.* **1902.** — *Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Ebenda. Bd. XXXII. VI. Schwarztrauber, J., Kloake und Phallus des Schafes und des Schweines. p. 23—57. VII. Fleischmann, A., Historisch kritische Betrachtungen. p. 58—96. VIII. Fleischmann, A., Die Stilistik des Urodeums. p. 97—103.* **1903.**

Flemming, W. *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. Anat. u. Entw.* **1886.**

Fletscher. *On the existence after parturation of a direct communication between the median vaginal cul-de-sac and the urogenital canal in certain species of Kangoroo's. Proc. Linn. Soc. Wales. N. S. Vol. VI.* **1881.**

— *On some points in the anatomy of the femal urogenital organs in certain species of Kangoroo's. Proc. Linn. Soc. Wales. N. S. Vol. VIII.* **1883.**

Förster. *Die Mißbildungen des Menschen. Jena* **1861.**

Förster, Francis. *Comparative microscopical Studies in the ovary. Americ. Journ. obstet. Vol. XXVIII.* **1893.** *XXX.* **1895.**

Fol, H. *Sur l'anatomie d'un embryon hum. de la 4me semaine. C. R. Acad. sc. Par. T. XCVII.* **1883.**

— *Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. Rev. zool. suisse. T. I.* **1884.**

Follin. *Recherches sur le corps de Wolff. Thèse Paris.* **1850.**

Forster, A. *Beiträge zur Anatomie der äußeren männlichen Geschlechtsorgane. Zeitschr. Morphol. u. Anthrop. Bd. VI.* **1903.**

Foulis, J. *On the development of the ova and structure of the ovary in man and other mammalia. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXVII and Brit. med. Journ.* **1875.**

— *The development of the ova and the other structure of the ovary in man and the other mammalia. Journ. Anat. and Phys. Vol. XIII, Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XVI.* **1878.**

Fränkel, M. *Die Samenblasen des Menschen. Berlin* **1901.**

— **R.** *Vergleichend-histologische Untersuchungen über das Vorkommen drüsiger Formationen im interstitiellen Eierstocksgewebe. Habil.-Schr. Breslau u. Arch. Gynäk. Bd. LXXV.* **1905.**

Frank, L. *Rudimente des vorderen Endes der Müllerschen Gänge beim frischgeborenen Hengstfohlen. Deutsche Zeitschr. f. Tiermed. Bd. IX.* **1883.**

Franke, H. J. J. B. *Der Uterus von Cercocebus cynomolgus in den verschiedenen Lebensperioden, mit einem Anhange über die Theorie des unteren Uterinsegments beim Menschen. Petrus Camper. Bd. I.* **1902.**

Frankl, Oskar. *Einiges über die Involution des Scheidenfortsatzes und die Hüllen des Hodens. Arch. Anat. u. Phys., anat. Abt.* **1895.**

— *Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII. p. 23—38.* **1897.**

— *Bemerkungen zu M. Nußbaums Notiz über meinen Aufsatz „Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches". Arch. mikr. Aant. Bd. LI.* **1898.**

— *Beiträge zur Lehre vom Descensus testiculorum. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1900.**

v. Franqué, O. *Ueber Urnierenreste im Ovarium, zugleich ein Beitrag zur Genese der cystoiden Gebilde in der Umgebung der Tube. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XXXIX. p. 499—524.* **1898.**

Fredet, Pierre. *La topographie du segment terminal du canal de Wolff chez l'embryon féminin. Bull. et Mém. Soc. anat. de Paris. Année 79. Sér. 7. T. VI. p. 217—223.* **1904** *a.*

— *Diverticules pseudo-glandulaires du canal de Wolff dans le col utérin (fetus de 8 mois). Ibid. Année 79. Sér. 7. T. VI. p. 223—224.* **1904** *b.*

— *Documents sur la formation des capsules des rein chez l'embryon humaine. Ibid. Année 79. Sér. 7. T. VI. p. 285—288.* **1904** *c.*

— *Note sur la formation des capsules du rein chez l'homme. Journ. anat. et phys. Année XL. p. 599—609.* **1904** *e.*

Freud, S. *Beobachtungen über Gestaltung und feineren Bau des als Hoden beschriebenen Lappenorganes des Aals. Wiener Sitz-Ber. Bd. LXXV.* **1877.**

Freund. *Ueber die Indikationen zur operativen Behandlung der erkrankten Tuben. Samml. klin. Vortr. Nr. 323.* **1888.**

Friedländer, A. *Persistenz des Wolffschen Ganges beim Leguan. Königsberg* **1905.**

v. Friedländer, Friedr. *Ueber einige Wachstumsveränderungen des kindlichen Uterus und ihre Rückwirkung auf die spätere Funktion. Arch. Gynäk. Bd. LVI.* **1898.**

Friedmann, F. *Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. A. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LII.* **1898** *a.*

— *Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Ebenda. Bd. LII. p. 856—891.* **1898** *b.*

Fritsch, H. *Die Entwickelung und die Entwickelungsfehler der weiblichen Blase. Handb. d. Gynäk. von J. Veit. Bd. II. p. 4—13.*

Frommel. *Beiträge zur Histologie der Eileiter. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXIII; Centralbl. f. Gynäk.* **1886.**

Fürbringer, M. *Zur Entwickelung der Amphibienniere. Habilitationsschr. Heidelberg* **1877.**

— *Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. IV.* **1878** *a.*

— *Ueber die Homologie der Segmentalorgane der Anneliden und Wirbeltiere. Ibid.* **1878** *b.*

— *Ueber den prinzipiellen Standpunkt des Herrn Prof. Semper. Ebenda. Bd. V.* **1879.**

Fürst, Livius. *Ueber die Bildungshemmungen des Uterovaginalkanals. Monatsschr. Geburtskunde. Bd. XXX.* **1867.**

Gadow, H. *Suggestion respecting the epiblastic origin of the segmental ducts. Proc. R. Dublin Soc.* **1887.**

— *Remarks on the Cloake and the copulatory organs of the amniota. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Vol. CLXXVIII.* **1888.**

Gage, S. Ph. *The mesonephros of a three weeks human embryo. Amer. Journ. Anat. Vol. III. p. 6—7.* **1904.**

Gartner. *Anatomisk Beskrivelse over et ved nogle Dyr-Arters Uterus undersögt glandu-böst organ. Kjöbenhavn, kongl. Danske Vidensk. Selsk. Skrft.* **1822.**

Gasser, E. *Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge. Sitz.-Ber. naturw. Ges. Marburg* **1872.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Habilitationsschrift. Marburg.* **1874.**

— *Die Entstehung des Wolff'schen Ganges beim Huhn. Sitz.-Ber. naturw. Ges. Marburg. Jahrg.* **1875.**

— *Beobachtungen über die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. A. mikr. Anat. Bd. XIV.* **1877.**

— *Beiträge zur Entwickelung des Urogenitalsystems bei den Hühnerembryonen. Sitz.-Ber. naturw. Ges. Marburg.* **1879.**

— *Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880.**

— *Zur Entwickelung von Alytes obstetricans. Sitz.-Ber. naturw. Ges. Marburg.* **1882***a.*

— *Embryonalreste am männlichen Genitalapparat. Ebenda.* **1882***b.*

— *Eierstocksei und Eileiterei des Vogels. Ebenda.* **1884***a.*

— *Einige Entwickelungszustände der männlichen Sexualorgane beim Menschen. Ebenda.* **1884***b.*

— *u.* **Siemerling.** *Das obere Ende des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Ebenda.* **1878.**

— — *Beiträge zur Entwickeluug des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen. Ebenda.* **1879.**

Ganfini, C. *Struttura e sviluppo delle cellule interstitiali del testicolo. Arch. ital. Anat. Embriol. Vol. I.* **1902.**

Gast, T. *Beitrag zur Lehre von der Bauchblasenspalte und vom Hermaphroditismus verus. Med. Diss. Greifswald* **1884.**

Gastel. *Contribution à l'étude des follicules de Graaf et des corps jaunes. Thèse de Paris* **1891.**

Garth, W. *Zwei Fälle von Hermaphroditismus verus beim Schwein. Philos. Diss. Gießen* **1894.**

Gault, F. *Notice sur un cas de canaux de Malpighi-Gärtner observés chez une chèvre hermaphrodite. Bibl. anat. T. XIV. p. 171—173.* **1905.**

Gebhard, C. *u.* **Ruge, C.** *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der weiblichen Genitalien. Jahresber. Geburtsh. u. Gynäk. p. 491—506.* **1895.**

Gegenbaur, C. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Wirbeltiereies mit partieller Dotterfurchung. Müller's Arch. p. 491—529.* **1861.**

— *Grundzüge der vergl. Anatomie. 2. Aufl. Leipzig, Engelmann.*

— *Bemerkungen über die Abdominalporen der Fische. Morph. Jbr. Bd. X.* **1885.**

— *Vergl. Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. II. Leipzig. Engelmann.* **1904.**

Geigel, R. *Ueber Variabilität in der Entwickelung der Geschlechtsorgane. Würzburger Verh. Bd. XXII.* **1883.**

Gemmill, J. F. *Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Arch. Anat. u. Embryol.* **1896.**

— *Ueber die Entstehung des Müller'schen Ganges bei Amphibien. Ebenda. p. 191—200.* **1897.** *Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. X.* **1893.**

Geoffroy St. Hilaire, C. M. *Organes sexuelles de la poule. I. Formation et rapports des deux oviducts. II. Composition des appareils génitaux, urinaires et intestinaux, à leurs points de rencontre dans l'Autruche et dans le Casoar. Mém. Mus. hist. nat.* **1822** *u.* **1823.**

— *Des organes génito-urinaires. Philosophie anat. des monstruosités humaines. Paris* **1823.**

Gérard, G. *Les anomalies congénitales du rein chez l'homme. Essai de classification d'après 527 cas. Journ. anat. physiol. T. XLI. p. 241—267, p. 411—439.* **1905.**

— *et* **Castiaux.** *Démonstration nouvelle des territoires artériels dans le rein humanin. C. R. Assoc. Anat. Toulouse; Bibliogr. anat. Suppl. p. 156—161.* **1904.**

— — *La circulation veineuse du rein chez quelques mammifères et chez l'homme. C. R. Assoc. Anat. Toulouse etc. p. 162—166.* **1904.**

Gerhardt, U. *Beiträge zur Anatomie der Wiederkäuerniere. Inaug.-Diss. med. Berlin* **1889.**

— *Zur Entwickelung der bleibenden Niere. A. mikr. Anat. Bd. LVII.* **1901.**

— *Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere. Jen. Zeitschr. Bd. XXXIX.* **1905.**

— *Bemerkungen über das Urogenitalsystem des weibl. Gorilla. Verh. deutsch. zool. Ges. Breslau. p. 135—140.* **1905.**

— *Studien über den Geschlechtsapparat der weibl. Säugetiere. 1. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXVII. p. 649—712.* **1905.**

Gerhartz, H. *Ein Fall von Kloakenprolaps. Arch. mikr. Anat. Bd. LXV.* **1905.**

Gerhartz, H. *Anatomie und Physiologie der samenableit. Wege der Batrachier. Ebenda. Bd. LXV.p. 666—698.* **1905.**
— *Rudimentärer Hermaphroditismus bei Rana escul. Ebenda. Bd. LXV. p. 699—703.* **1905.**
Gerlach, Leo. *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Ovulationvorganges der Säugetiere. Sitz.-Ber. phys. med. Ges. Erlangen.* **1890.**
Germans, Eduardo. *Congiamenti istologici del testicolo dalla nascità alla maturità. Boll. Soc. nat. Napoli. Vol. V.* **1891.**
— *Ricerche istologiche sul testicolo della nascità alla maturità. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys.* **1892.**
Giacomini, E. *Sull' ovidotto dei Sauropsidi. Mon. zool. ital.* **1904.**
Giannelli, L. *Contributo alla migliore conoscenza dello sviluppo delle ghiandole genitali nei Mammiferi (Lepus cuniculus) I Sviluppo dell' ovario. Monit. zool. Vol. XVI. p. 354—368.* **1905.**
Giglio-Tos, E. *Sull' origine dei corpi grassi negli Anfibi. Att. R. Accad. sc. Torino. Vol. XXXI.* **1896.**
Gilbert, Th. *Das Os priapi der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII.* **1892.**
Giles, A. E. *Development of the fat-bodies in rana tempor. A contribution to the history of the pronephros. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIX.* **1888.**
— *Development of the fat-bodies in Rana temp. Stud. Biol. Lab. Owens Coll. Vol. II.* **1890.**
Gilson, G. *The nephridial duct of Owenia. Meeting British Assoc. Oxford.* **1895.**
Giraldès, J. A. *Recherches anat. sur le corps innominé. Journ. anat. phys. T. IV.* **1861.**
Glaser, E. *Ueber die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Bonn* **1878.**
Godard, M. E. *Études sur la Monorchidie et la Cryptorchidie chez l'homme. C. R. Soc. biolog. Paris.* **1857.**
Goette, A. *Untersuchungen über die Entwickelung des Bombinator igneus. A. f. mikr. Anat. Bd. V.* **1869.**
— *Kurze Mitteilung aus der Entwickelungsgeschichte der Unke. Ebenda. Bd. IX.* **1873.**
Goldspohn, A. *Descensus and suspension of ovaries. Journ. Americ. med. Assoc.* **1898.**
Golgi, C. *Annotazioni intorno all' istologia dei reni dell' uomo e di altri mammiferi. Rendiconti R. Accad. dei Lincei. Vol. V.* **1889.**
Golubew, W. Z. *Ueber die Blutgefäße in der Niere der Säugetiere und des Menschen.*
Goodrich, E. S. *On a new organ in the Lycoridea. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXIV.* **1892/93.**
— *On the coelom, genital duct and nephridia. Ibid. Vol. XXXVII.* **1895.**
— *Nephridia and genital ducts. Zool. Anz. Bd. XIX. p. 494—495.* **1896.**
— *On the reno-pericardial canals in Patella. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXXI. p. 323—328.* **1898.**
— *On a new type of nephridium in the Glyceridae. Congr. Zool. Cambridge. p. 96—97.* **1899.**
— *On the nephridia of the Polychaeta. Part. II: Glycera and Goniada. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLI. p. 439—457.* **1900a.**
— *On the nephridia of the Polychaeta. Part. III: The Phyllodocidae, Syllidae, Amphinomidae with summary and conclusions. Ibid. Vol. XLIII. p. 699—748.* **1900b.**
— *On the structure of the excretory organs of Amphioxus. Ibid. Vol. XLV. p. 493—501.* **1902.**
— *On the body-cavities and nephridia of the Actinotrocha Larva. Ibid. Vol. XLVII. p. 103—122.* **1903.**
Gosselin. *Recherches sur les kystes de l'epididymis du testicule et de l'appendix testiculaire. Archiv génér. méd. S. 4. T. XVI.* **1848.**
Gosset, A. *Contribution à l'étude du développement de la veine cave inférieure et des veines rénales. Bull. Soc. anat. Par. Année 73. Sér. 5. T. XII. p. 341—348.* **1898.**
de Graaf, R. *De partibus genitalibus virilibus. Leidae* **1668.**
— *De mulierum organis generationi inservientibus tractatus novus. Leidae* **1672.**
Grafe, E. *Die Urnieren-Pfortader beim Hühnerembryo. Inaug.-Diss. Bonn. p. 1—48.* **1904.**
— *Beiträge zur Entwickelung der Urniere und ihrer Gefäße beim Hühnchen. Arch. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LXVII. 5 Taf. 17 Textfig. p. 143—230.* **1905.**
Grapow, M. *Die postfötale Entwickelung der weiblichen Zeugungsorgane und deren Beziehungen zur Pathologie derselben. Dtsch. med. Wochenschr. Bd. XVI.* **1890.**
Gregory, E. R. *Origin of the pronephric duct in Selachians. Zool. Bull. Boston. Vol. I. p. 123—129.* **1897.**
— *The pronephros in Testudinata. Science. N. S. Vol. VII.* **1898.**
— *Observation on the development of the excretory system in Turtles. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XIII. p. 683—714.* **1900.**

Griffiths, J. *Observations on the anatomy of the prostata. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXIII.* **1889.**

— *Observations on the function of the prostata gland in man and the lower animals. Ibid. Vol. XXIV.* **1890.**

— *Observations of the appendix of the testicle and on the cyst of the epididymis, the vasa efferentia and the rete testis. Ibid. Vol. XXVII.* **1893.**

— *Retained testis in man and in the dog. Ibid. Vol. XXVIII.* **1894a.**

— *Varieties of the tunica vaginalis testis and some anomalous states of the processus vaginalis. Ibid. Vol. XXVIII.* **1894b.**

— *A descriptive account of the genital apparatus in the Boar and in the Pig. Ibid. Vol. XXXI. p. 268—276.* **1897.**

Grohe, F. *Ueber den Bau und das Wachstum des menschlichen Eierstockes und über einige krankhafte Störungen desselben. Archiv pathol. Anat. Bd. XXVI.* **1860.**

— *Uterus mit 3 Ovarien. Wien u. Halle 1863. Monatsschr. f. Geburtsk.* **1864.**

Groschuff, K. *Entwickelung der weiblichen Genitalien. Encyklop. Geburtsh. u. Gynäk. Leipzig* **1900.**

— *Notiz zur Arbeit Schreiners über die Entwickelung der Amniotenniere. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 367—368.* **1902.**

Grosglik, S. *Zur Morphologie der Kopfniere der Fische. Zool. Anz. Bd. VIII.* **1885.**

— *Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleostier. Ebenda. Bd. IX.* **1886.**

Grosz, Siegfried. *Beiträge zur Anatomie der accessorischen Geschlechtsdrüsen der Insectivoren und Nager. Archiv mikr. Anat. Bd. LXVI.* **1905.**

Gruber, Wenzel. *Untersuchungen einiger Organe eines Castraten. Müllers Archiv Anat. u. Phys.* **1847.**

— *Uterus masculinus höhern Grades. Archiv pathol. Anat. Bd. LXVI.* **1876.**

Grusdew, W. *Zur Histologie der Fallopiaschen Tuben. Vorl. Mitt. Centralbl. Gynäk. Jhrg. XXI. p. 257—264.* **1897.**

Guelliot. *Des vésicules séminales, Anatomie et Pathologie. Thèse Paris* **1883.**

Guitel, F. *Sur un procédé facilitant la recherche des entonnoirs segmentaires du rein des Sélaciens. Archiv de zool. expér. et gén. T. V. p. 385—400.* **1897.**

— *Sur le rein du Lepadogaster Gouanii. C. R. Ac. sc. Paris. T. CXXX. p. 1773—1777.* **1900.**

— *Sur le rein du Lepadogaster Gouanii Lacépède et Candollii Risso. Bull. Soc. scient. méd. de l'Ouest. Rennes. T. X. p. 249—253.* **1901.**

— *Sur le rein du Lepadogaster bimaculatus Flemming et Microcephalus Brook. Ibid. T. XI. p. 164—178.* **1902.**

Günther, A. *Description of Ceratodus. Philos. Trans. London. Vol. CLXI.* **1872.**

— *An introduction to the study of fishes. Edinburgh* **1880.**

Günther, F. A. *Commentatio de hermaphroditismo, cui adjectae sunt nonnullae singulares observationes. Lipsiae* **1846.**

Günther. *Ueber das Gubernaculum Hunteri. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed.* **1875.**

Guinard, A. *Comparaison des organes génitaux externes dans les deux sexes. Thèse Paris.* **1886.**

Gusserow. *Zur Lehre vom Stoffaustausch zwischen Mutter und Frucht. Archiv Gynäk. Bd. XIII.* **1878.**

Haddon, A. C. *Suggestion respecting the epiblastic origin of the segmental duct. Proc. R. Soc. Dublin. Vol. V.* **1887.**

v. Haller, Albrecht. *Herniae congenitae. Göttingen* **1749.**

Haller, B. *Ueber die Urniere von Acanthias vulgaris, ein Beitr. zur sek. Metamerie. Morph. Jahrb. Bd. XXIX. p. 283—316.* **1901.**

— *Ueber den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. XXVII. p. 225—228.* **1905.**

Hamburger, O. *Ueber die Entwickelung der Säugetierniere. Archiv Anat. u. Phys. Suppl.* **1890.**

Hanau, A. *Versuche über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Sexualcharaktere. Archiv ges. Physiol. Bd. LXV. p. 516—517.* **1897.**

Hanuschke, A. *De genitalium evolutione in embryone femineo. Diss. Vratislaviae.* **1837.**

Hart, D. B. *A preliminary note on the development of the Clitoris, Vagina and Hymen. Rep. Lab. Coll. Physic. Edinburgh. Vol. VI. p. 42—51 und Journ. Anat. and Phys. Vol. XXXI.* **1897.**

— *On the analogous of the mâle and femal genital tract. Lancet* **1898.**

— *A contribution to the morphology of the human urogenital tract. Ibid. Vol. XXXV. N. S. Vol. XV. p. 330—375.* **1901.**

— *Discussion on the development of the human urogenital tract. Brit. med. Journ. Vol. II. p. 773—776. (A. M. Paterson, A. Robinson and P. Thompson.)* **1902.**

Haroly, E. *Degeneratione animalium exercitationes. London* **1651.**

Harz, N. *Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugetiere. Archiv mikr. Anat. Bd. XXII.* **1883.**

Haskell, R. G. *An equine hermaphrodite. Veterin. Journ. Vol. XII. p. 217—218.* **1905.**
Hatschek, B. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. I.* **1878.**
— *Ueber Entwickelungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuriden. Ebenda. Bd. III.* **1880.**
— *Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz. Bd. VII.* **1884.**
— *Ueber den Schichtenbau des Amphioxus. Anat. Anz. Bd. III.* **1888.**
Hatta, S. *Preliminary note on the development of the pronephros in Petromyzon. Ann. zool. japon. Vol. I. p. 137—140.* **1897.**
— *Contributions to the morphology of Cyclostomata. II. On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. XIII. p. 311—425.* **1900.**
Hauch, E. *Om nyreernes anatomi og deres udvikling. Diss. Kjobenhavn p. 1—104.* **1901.**
— *Ueber die Anatomie und Entwickelung der Nieren. Anat. Hefte. H. LXIX. (Bd. XXII. H. 2.) p. 153—248.* **1903.**
— *Ueber die Anatomie der Nierenvenen. Ebenda. H. LXXVIII. p. 167—193.* **1904.**
Hausmann. *Geschichtliche Untersuchungen über die Glandulae utriculares. Archiv Anat. u. Phys.* **1874.**
Haussmann. *Zur intrauterinen Entwickelung des Graaf'schen Follikels. Centralbl. med. Wiss.* **1875.**
Haycraft, J. B. *Development of the Wolffian body in the Chick and Rabbit. Anat. Anz. Bd. IX.* **1893.**
— *On the development of kidney. Rep. 64. Meet. Brit. Ass. f. Adv. of Sc. Oxford.* **1894.**
— *The development of kidney in the Rabbit. Intern. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. XII.* **1895.**
Heidenhain. *Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. mikr. Anat. Bd. X.* **1874.**
Hellmuth, K. *Siehe Fleischmann, A.* **1901.**
Hengge, A. *Ueber den distalen Teil der Wolff'schen Gänge beim menschlichen Weibe. p. 1—31. Inaug.-Diss. München.* **1900.**
Henle, J. *Zur Anatomie der Nieren. Göttingen* **1862.**
— *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen (Eingeweidelehre). Bd. II. Braunschweig* **1873.**
Henneguy. *Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les mammifères et quelques autres vertébrés. Journ. anat. phys. T. XXX.* **1894.**
Henning, C. *Der Katarrh der inneren weiblichen Geschlechtsteile. Leipzig* **1862.**
— *Architektonische Entwickelung des Uterus. Arch. f. Gynäk. Bd. III.* **1873.**
— *Vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane (Sammelreferat). Monatsschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. I.* **1895.**
Henrici, Henrici. *De vesiculis seminalibus mulierum. Halle* **1712.**
Hensen, V. *Bemerkungen über die Lymphe. Arch. pathol. Anat. Bd. XXXVII.* **1866.**
— *Embryologische Mitteilungen. Arch. mikr. Anat. Bd. III.* **1867.**
Heppner, C. L. *Ueber wahren Hermaphroditismus beim Menschen. Reichert u. Dubois Arch. f. Phys.* **1870.**
Herbst, K. *Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern. 2. Mitteil. Die Hervorrufung von Dottermembranen durch Silberspuren. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. p. 445—457.* **1905.**
Hermann, F. *Die postfötale Histogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIV.* **1890.**
Hermann, G. *Sur la structure et le développement de la muqueuse anale. Journ. anat. phys.* **1880.**
Hermes, Rudolf. *Die Epithelverhältnisse in den Ausführungsgängen der männlichen Geschlechtsdrüsen. Med. Diss. Rostock* **1893.**
Herring, P. T. *The development of the Malpighian bodies of the kidney, and its relation to pathologie etc. Journ. pathol. a. bacter. Vol. VI.* **1900.**
— *A short sketsch of the comparative anatomy and embryology of the Malpighian bodies of the kidney. Proc. Scott. micr. Soc. Vol. III. p. 109—113.* **1901.**
Hertwig, O. *Urmund und Spina bifida. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**
— *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. Jena, G. Fischer,* **1904.**
Herzog, Fr. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Histologie der männlichen Harnröhre. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII. p. 710—747.* **1904.**
Hesselbach, Fr. Kaspar. *Leisten- und Schenkelbrüche. Würzburg* **1814.**
Heuermann, Georg. *Physiologie. Bd. V. (Descensus testis.) Hafniae* **1751.**
Hildanus, W. Fabricius. *Observationes chirurgicae (Descensus testis)* **1598,** *in Opera omnia Frankfurt* **1646.**

Hill, J. P. *Contributions to the morphology and development of the female urogenital organs in Marsupialia. I. On the female urogenit. org. of Perameles with an account of the phenomena of parturition. Proc. Linnean Soc. New South Wales. Vol. XXIV.* ***1899.***
— *Contributions to the morphology and development of the female urogenital organs in the Marsupialia. II. On the female urogenital organs of Myrmecobius fasciatus. Ibid. Vol. XXV.* ***1900.***
Hirota, S. *On the dendritic appendage of the urogenital papilla of a Siluroid. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. VIII. p. 367—380.* ***1896.***
Hirschfeld, Magnus. *Geschlechtsübergänge; Mischungen männlicher und weiblicher Geschlechtscharaktere (sexuelle Zwischenstufen). Erweit. Ausg. eines auf d. 76. Natf.-Vers. Breslau geh. Vortr. Leipzig* ***1906.***
His, W. *Beobachtungen über den Bau des Säugetiereierstockes. Arch. mikr. Anat. Bd. I.* ***1865.***
— *Untersuchungen über die ersten Anlagen des Wirbeltierleibes. Ebenda. Bd. II.* ***1866.***
— *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes, die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig* ***1868.***
— *Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung bei Knochenfischen. Leipzig* ***1873.***
— *Die Lage der Eierstöcke in der weiblichen Leiche. Arch. Anat. Phys., anat. Abt.* ***1881.***
— *Anmerkung zum Artikel Graf Spees. Arch. Anat. Entw.* ***1884.***
Hochstetter, F. *Ueber den Einfluß der Entwickelung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvene. Anat. Anz. Bd. II.* ***1888.***
— *Ueber den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. XVI.* ***1890.***
— *Ueber die Entwickelung der Extremitätenvenen bei den Amnioten. Ebenda. Bd. XVII.* ***1891.***
— *Entwickelungsgeschichte des Gefäßsystems. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. III.* ***1893.***
Hoffmann, C. K. *Die Bildung des Mesoderms, Anlage der Chorda dorsalis und die Entwickelung des Canal. neurenteric. bei Vogelembryonen.*
— *Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. Arch. néerland. T. XVII.* ***1882.***
— *Weitere Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI.* ***1885.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Anamniern. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLIV.* ***1886.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei Reptilien. Ebenda. Bd. XLVIII.* ***1889.***
— *Schildkröten in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI. 3. Abt. Reptilien. 1. Schildkröten.* ***1890.***
— *Étude sur le développement de l'appareil urogénital des oiseaux. Verh. Kon. Akad. Wiss. Amsterdam.* ***1892.***
Hoffmann, G. von. *Morphologische Untersuchungen über die Muskulatur des Gebärmutterkörpers. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. I.* ***1876.***
— *Ueber die weiblichen Genitalien eines Schimpansen. Ebenda. Bd. II.* ***1877.***
Hofmeister, F. *Untersuchungen über die Zwischensubstanz im Hoden der Säugetiere. Wiener Sitz.-Ber. Bd. LXV.* ***1872.***
Holl, M. *Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns. Wiener Sitz.-Ber. Math.-nat. Kl. Bd. XCIX.* ***1891.***
— *Ueber die Reifung der Eizellen bei den Säugetieren. Ebenda. Bd. CII.* ***1893.***
Home, E. *Some observations on the mode of generation of the Kangoroo with a particular description of the organs themselves. Philos. Trans. Vol. LXXXIV.* ***1785.***
— *Ueber Zwitter. Aus Philos. Trans.* ***1799*** *in Roose's Beitr. z. ges. Arzneik. Bd. II.*
— *Einige Bemerkungen über die Erzeugungsart des Känguruhs nebst einer Beschreibung der Zeugungsteile desselben. Reil's Arch. Physiol. Bd. II.* ***1802.***
— *On the discovery of a middle lobe of the prostata gland. Philos. Trans.* ***1806.***
Horincki, Kenkitzi. *Beobachtungen über den Genitalapparat eines zweijährigen Weibchens vom Schimpanse. Ber. natf. G. Freiburg i. B. Bd. VII.* ***1893.***
Hortolès, Ch. *Recherches histologiques sur le glomérule et les épithéliums du rein. Arch. Phys. norm. et pathol. T. XIII.* ***1881.***
Howes, G. B. *On the vestigial structure of the reproductive apparatus in the male of the Green Lizard. Journ. Anat. Phys. Vol. XXI.* ***1887.***
— *Variation in the kidney of the Common Thornback (Raja clavata). Journ. Anat. Phys. norm. and pathol. Vol. XXIV. p. 407—422.* ***1890.***
— *On some hermaphrodite Genitalia of the Codfish (Gadus morrhua) with remarks upon the morphology and phylogeny of the vertebrate reproductive System. Journ. Linn. Soc. Lond. Zool. Vol. XXIII. p. 539—558.* ***1891.***
Hoyer. *Ueber die Eifollikel der Vögel, namentlich der Tauben und Hühner. J. Müller's Arch. Phys.* ***1857.***

Huber, A. *Étude élémentaire des origines et du dével. des organ. génito-urinaires. Bull. sc. nat.* ***1889.***
Huguier. *Mémoire sur les appareils sécréteurs des organes génitaux ext. Annal. sc. nat. III. Sér. Zool. T. XIII.* ***1848.***
Hugier, P. C. *Die Krankheiten der Sekretionsapparate an den inneren Geschlechtsorganen des Weibes. Mém. Acad. nat. méd. T. XV.* ***1850.*** *Ref. v. Rubner in Illust. med. Zeitschr. Bd. I.* ***1852.***
Hunter, J. *Observations on the testis in the foetus and on the hernia congenita in W. Hunters Med. Commentat. Vol. I. London* ***1762.***
— *Description of the situation of the testis in the foetus with its descent into the scrotum in Observ. on cert. parts in the animal oeconomy I. London* ***1786,*** *übers. von Schellen.* ***1802.***
Huschke. *Lehre von den Eingeweiden, in Sömmering's Handb. Leipzig* ***1844.***
Huxley, Th. *Contribution to morphology, Ichthyopsida. 2. On the oviduct of Osmerus; with remarks on the relation of the Teleostean with the Ganoid fishes. Proc. R. Soc. Lond.* ***1883.***
Hyrtl, J. *Lepidosiren paradoxa. Abh. k. böhm. Ges. Wiss. 5. Folge. Bd. III.* ***1845.***
— *Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wien. Akad. Wiss. Bd. I.* ***1850.***
— *Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschr. d. Wien. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. II.* ***1851.***
— *Ueber die Pori abdominales, die Kiemenarterien und die Gl. thyreoidea der Ganoiden. Wiener Sitz.-Ber. Bd. VIII. p. 179—180.* ***1852.***
— *Ueber weibliche Ovidukte bei männlichen Chimären und eine männliche Vesicula seminalis beim Weibchen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. XL. p. 1078—1087.* ***1853.***
— *Ueber den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschr. d. Wiener Akad. Math.-nat. Kl. Bd. VIII.* ***1854.***
— *Das Nierenbecken der Säugetiere und des Menschen. Wien 1870. Denkschr. d. Wien. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. XXXI.* ***1872.***
— *Die Korrosionsanatomie und ihre Ergebnisse. Wien* ***1873.***
Ihl, Otto. *Eine seltene Mißbildung des Urogenitalsystems eines totgeborenen Mädchens. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. LV. p. 375—382.* ***1905.***
Illing, Georg. *Ueber einen eigenartigen Befund in den Glandulae vesiculares und den Glandulae ductus deferentis des Rindes. Arch. mikr. Anat. Bd. LXVI.* ***1905.***
Imbert. *Développement de l'utérus et du vagin. Thèse d'aggrégation Paris* ***1883.***
Issaurat, M. A. *Le sinus uro-génitale. Thèse Paris* ***1888.***
Iversen, Axel. *Prostatas normale Anatomi. Nordisk med. Ark. Bd. VI.* ***1874.***
Iwakawa, T. *The genesis of the egg in Triton. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXII.* ***1882.***
Jacobson. *Die Oken'schen Körper oder die Primordialnieren. Kopenhagen* ***1830.***
Jackson, C. M. *On the structure of the corpora cavernosa in the domestic cat. Amer. Journ. of Anat. Vol. II.* ***1902.***
Janosik, J. *Histologisch embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. XCI.* ***1885.***
— *Zur Histologie des Ovariums. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. XCVI.* ***1887****a.*
— *Zwei junge menschliche Embryonen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXX.* ***1887****b.*
— *Berichtigung zu Nagel's Arbeit: Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Ebenda. Bd. XXXV.* ***1890****a.*
— *Bemerkungen über die Entwickelung des Genitalsystems. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. XCIX.* ***1890****b.*
— *Ueber die Entwickelung der Vorniere und des Vornierenganges bei Säugern. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIV. p. 214—234.* ***1904.***
— *Ueber die Entwickelung der Vorniere und des Vornierenganges bei Säugern. Bull. intern. Acad. Sc. Bohême. p. 1—15.* ***1904.***
Janson, P. *Ueber scheinbare Geschlechtsmetamorphose bei Hühnern. Mitt. D. Ges. Nat. Völkerk. Ostas. Tokyo* ***1897.***
Johnston, W. B. *Reconstruction of a Glomerulus of the human kidney. Anat. Anz. Bd. XVI. p. 260—266.* ***1899.***
Joseph, H. *Einiges über das Nierensystem von Myxine glutinosa. Verh. morph. phys. Ges. Wien.* ***1905.***
Jörg. *Ueber das Gebärorgan des Menschen und der Säugetiere. Leipzig* ***1808.***
Jungersen, H. F. E. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. IX.* ***1889.***
— *Om Udviklingen of den Müllerske Gang (Aeggelederen) hos Padderne.* ***1893****a.*
— *Die Embryonalniere des Störs. Zool. Anz. Bd. XVI.* ***1893****b.*
— *Om Embryonalnieren hos Steren. Separatabzug.* ***1893****c.*

Jungersen, H. F. E. *Die Embryonalniere von Amia calva. Zool. Anz. Bd. XVII.* **1894.**
— *Ueber die Urogenitalorgane von Polypterus u. Amia. Ebenda. Bd. XXIII. p. 328—334.* **1900.**
Junglöw, H. *Ueber einige Entwickelungsvorgänge bei Reptilienembryonen. Diss. Würzburg* **1891.**
Kallay. *Die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens. Mitt. embryol. Inst. Wien.* **1885.**
Kapff, H. *Untersuchungen über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Diss. Berlin* **1872.**
Keibel, F. *Zur Entwickelungsgeschichte des Igels. Anat. Anz. Bd. III. p. 631—637.* **1888.**
— *Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. Anat. u. Entw. p. 407—430.* **1888.**
— *Ueber die Entwickelungsgeschichte des Schweins. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891**; *Verh. X. internat. med. Kongr. Berlin* **1890.**
— *1. Ein menschlicher Embryo mit scheinbar bläschenförmiger Allantois. 2. Ueber den Schwanz des menschl. Embryos. Arch. Anat. u. Entw. p. 352—389.* **1891** *a.*
— *Ueber den Schwanz des menschl. Embryos. Anat. Anz. Bd. V.* **1891** *b.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Harnblase. Ebenda. Bd. VI. p. 175—185.* **1891** *c.*
— *Ueber die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens nebst einer Bemerkung über die Entstehung des Nierenganges. Ebenda. Bd. XIII.* **1893.**
— *Ueber die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. A. V. Basel* **1895.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweins. II. Morphol. Arb. Bd. V.* **1896** *a.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. Anat. Entw. p. 55—156.* **1896** *b.*
— *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Jena* **1897** *a.*
— *Noch einmal zur Entwickelung des Urogenitalsystems beim Menschen. Arch. Anat. u. Entw. p. 201—203.* **1897** *b.*
— *Zur Anatomie des Urogenitalkanales der Echidna aculeata var. typica. Anat. Anz. Bd. XXII. p. 301—305.* **1902.**
— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates von Echidna. Verh. anat. Ges. Heidelberg. p. 14—19.* **1903.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typ. Semon, Zool. Forschungsreisen in Austr. Bd. III. Monotremen und Marsupialier. p. 153—206.* **1904** *a.*
— *The development of the urogenital apparatus, the liver, the pancreas and the spleen of Echidna. Journ. Anat. Phys. Lond. Vol. XXXIX. p. 49—50.* **1904** *b.*
Keiffer. *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de l'appareil circulatoire de l'utérus des mammifères. Bull. Soc. gynéc. Belg.* **1898.**
Kellog, J. L. *Notes on the pronephros of Amblystoma punct. Johns Hopkins Univ. Circ. Vol. IX.* **1890.**
Kempe, H. A. E. *Over het Genitalstrengepithel van de witte Rat en over de morphologische beteeknis van het Hymen. Proefschr. Leiden* **1903.**
— *Beiträge zu einer Entwickelungstheorie des Hymen. C. R. 6. Congr. internat. Zool. Bern 1904; Basel* **1905.**
Kerr, J. G. *On the development of Lepidosiren. Proc. zool. Soc. Lond.* **1897.**
— *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Zool. Anz. Bd. XXII.* **1899** *a.*
— *Development of Lepidosiren. Abstr. nat. Sc. Vol. XIV.* **1899** *b.*
— *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXIII. p. 299—330.* **1900.**
— *On the male genito-urinary organs of the Lepidosiren and Protopterus. Proc. zool. Soc. Lond. p. 484—498.* **1901.**
— *The genito-urinary organs of Dipnoan fishes. Proc. philos. Soc. Cambridge. Vol. XI. p. 329—333.* **1902.**
— *Note on the developmental material of Polypterus obtained by the late Mr. J. S. Budgett. Rept. Brit. Ass. Adv. Sc. Section D. Cambridge* **1904.**
Kiderlen, F. *Mißbildungen der weiblichen Genitalorgane. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XV.*
Kirkaldy, J. W. *On the head-kidney of Myxine. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXV. p. 153—59.* **1894.**
Klaatsch, H. *Ueber den Desc. testiculorum. Morph. Jbr. Bd. XVI. p. 587—646.* **1890.**
— *Ueber die embryonale Anlage des Scrotums und der Labia majora bei Arktopitheken. Ebenda. Bd. XVIII.* **1892.**

Klebs. *Die Eierstockseier der Säugetiere und Vögel. Virchows Arch. pathol. Anat. Bd. XXI (vorl. Mitt.). Ebenda. Bd. XXVIII (ausführl. Mitt.).*

Klein, G. *Entstehung des Hymens. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. Münch. med. Wochenschr. Bd. XL. p. 59—61.* **1893.**

— *Festschr. 50-jähr. Jubil. Ges. Geburtsh. u. Gynäk. Berlin.* **1894.**

— *Zur normalen und pathologischen Anatomie der Gartner'schen Gänge. Verh. Ges. d. Naturf. u. Aerzte, 68. Vers. Frankfurt a. M. p. 215—317.* **1896.**

— *Ueber die Beziehungen der Müller'schen zu den Wolff'schen Gängen beim Weibe. Münch. med. Wochenschr. Bd. XLIV.* **1897.**

— *Die Geschwülste der Gartner'schen Gänge. Virchow's Arch. pathol. Anat. Bd. CLIV.* **1898** *u. Festschrift für Ponfick,* **1899***a.*

— *Zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wolff'schen und Müller'schen Gänge. Verh. deutsch. Ges. Gynäk. 8. Vers. Berlin. p. 500—565b.* **1899***b.*

Kleinhaus, F. *Beitrag zur Lehre von den Adenomyomen des weiblichen Genitaltraktus. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. LII.*

Klinkowström, A. *Zur Anatomie der Edentaten. II. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Geschlechtsorgane. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. VIII.* **1895.**

Klob, J. *Pathologische Anatomie der weibl. Sexualorgane. Wien* **1864.**

Knappe, E. *Das Bidder'sche Organ. Morph. Jbr. Bd. XI.* **1886.**

Kneeland, S. *Dissection of Seymnus brevipenna. Boston Journ. natural History. Vol. V. p. 479—485.* **1847.**

Kobelt. *Der Nebeneierstock des Weibes. Heidelberg* **1867.**

Kocks. *Demonstration eines exstirpierten Uterus und dreier Ovarien. Arch. Gynäk. Bd. XIII.* **1878.**

— *Ueber die Gartner'schen Gänge beim Weibe. Ebenda. Bd. XX.* **1882.**

— *Ueber den Zusammenhang des Müller'schen Ganges mit der Vorniere. Verh. Deutsch. Ges. Gynäk.* **1891.**

Kolessnikow. *Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen. Arch. mikr. Anat. Bd. XV.* **1878.**

Kölliker, A. *Ueber Flimmerbewegungen in den Primordialnieren. J. Müller's Arch. Anat. u. Phys.* **1845.**

— *Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Würzburger Verh. Bd. VIII.* **1858.**

— *Entwickelungsgeschichte 1. u. 2. Aufl.* **1862** *u.* **1879.**

— *Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl.* **1867.**

— *Ueber die Entwickelung der Graaf'schen Follikel der Säugetiere. Würzburger Verh. Bd. VIII.* **1874.**

— *Ueber die erste Entwickelung des Säugetierembryos. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg.* **1875.**

— *Ueber die Lage der weiblichen inneren Geschlechtsorgane. Beitr. z. Anat. u. Embr. Festg. f. Henle. Bonn* **1882***a.*

— *Ueber Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Würzburg. Sitz.-Ber.* **1882***b.*

— *Ueber Zwitterbildung bei Säugetieren. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg.* **1883***a.*

— *Einige Beobachtungen über die Organe menschlicher Embryonen. Würzburger Sitz.-Ber.* **1883***b.*

— *Ueber einige Fälle von Hermaphroditismus beim Schwein, vor allem über einen Fall von Hermaphroditismus lateralis. Verh. internat. med. Kongr. Kopenhagen.* **1884.**

— *Ueber die Markkanäle und Markstränge in den Eierstöcken junger Hündinnen. Verh. Anat. Ges. Kiel.* **1898.**

— *Ueber die Entwickelung der Graaf'schen Follikel der Säugetiere. Würzburger Sitz.-Ber.* **1898.**

— *Ueber corpora lutea atretica bei Säugetieren. Verh. Anat. Ges. Kiel.* **1898.**

— *u.* **Benda.** *Zur Anatomie der Clitoris. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg.* **1884.**

Kohlbrügge. *Die Umgestaltung des Uterus der Affen nach der Geburt. Zeitschr. Morph. u. Anthrop. Bd. IV.* **1902.**

Kollmann, J. *Die Doppelnatur des exkretorischen Apparates bei den Kranioten. Zool. Anz. Bd. V. p. 522—524.* **1882***a.*

— *Ueber Verbindungen zwischen Cölom und Nephridien. Festschr. z. Feier d. 300-jähr. Best. Univ. Würzburg, gew. v. der Univ. Basel. p. 1—59.* **1882***b.*

— *Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. Anat. u. Entw. p. 66—88.* **1891.**

— *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena* **1898.**

Kolster, R. *Étude sur le développement du rein rudiment. Annal. des Sc. méd. Année I.* **1896.**

Kopsch, F. *u.* **Szymonovicz, L.** *Ein Fall von Hermaphroditismus bilaterale verus*

beim Schwein, nebst Bemerkungen über die Entstehung der Geschlechtsdrüsen aus dem Keimepithel. Anat. Anz. Bd. XII. p. 129—139. **1896.**

Korschelt u. Heider. *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte.* **1892.**

Kossmann, R. *Wo endigen die Gartner'schen Gänge. Centralbl. Gynäk. Bd. XVIII.* **1894.**

— *Zur Pathologie der Urnierenreste des Weibes. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk.* **1895.**

Kostanecki. *Descensus testiculorum. XII. Vers. poln. Chirurg. Krakau in Medycinie (polnisch) u. Wratsch (russisch).* **1902.**

Koster, W. *Onderzoek. omtrent de vorming van Eieren in het ovarium der Zoogdieren, na de geboorte, en de verhouding van het ovarium tot het buikolies. Versl. en Mededeelingen d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen, Afdeeling Naturk. 2 Reeks. Deel III.* **1868.**

— *Verdere onderzoekingen omtrent de vorming van folliculi Graafiani in het ovarium van den volwassen mensch. Ibid. Deel VII. Amsterdam.* **1873.**

— *Het epithelium van het ovarium. Nederl. Arch. Geneesk. V.* **1879.**

Kowalewsky, A. *Entwickelung des Amphioxus lanceol. Mém. Acad. imp. Sc. Pétersbourg. Sér. 7. T. XI.* **1867.**

— **Owsjannikow, Th. u. Wagner, N.** *Die Entwickelungsgeschichte der Störe. Vorl. Mitt. Bull. Acad. imp. Sc. Pétersbourg. T. XIV. p. 317—325.* **1870.**

— **R.** *Die Bildung der Urogenitalanlage bei Hühnerembryonen. Stud. Lab. Warsaw Univ. II. p. 149—208. (Gekrönte Preisschrift, Warschau.)* **1875.**

Krause, C. *Vermischte Beobachtungen und Bemerkungen. Müller's Arch. Anat. Phys.* **1837.**

— *Handbuch der menschlichen Anatomie. 5. Aufl. Hannover* **1843.**

Kreitzer, R. *Anatomische Untersuchungen über den Bau der nichtschwangern Gebärmutter. Petersb. med. Zeitschr. N. F. Bd. II.* **1871.**

Krukenberg. *Zur Frage der fötalen Nierensekretion und Fruchtwasserbildung. Arch. Gynäk. Bd. XXVI.* **1885.**

Kubassow, P. *Beitrag zur Lehre von der doppelten Gebärmutter (Uterus didelphys) nebst besonderer Würdigung der Aetiologie dieser Difformität. Arch. pathol. Anat. Bd. XCII.* **1883.**

Kükenthal, W. *Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr. Naturw Bd. XVIII. p. 319—364.* **1885.**

Külz, L. *Untersuchungen über das postfötale Wachstum der menschlichen Niere. Inaug.-Diss. Kiel* **1899.**

Kundrat. *Untersuchungen über die Uterusschleimhaut. Stricker's med. Jahrb.* **1873.**

Kupffer, C. *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. 1. Teil. Arch. mikr. Anat. Bd. I.* **1865.** *2. Teil. Ebenda. Bd. II.* **1866.**

— *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. IV.* **1868.**

— *Die Entwickelung des Härings im Ei. Jahresb. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutschen Meeres. Bd. IV—VI.* **1874/76.**

— *Ueber die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitz.-Ber. math.-naturw. K. Akad. Wiss. München. p. 1—79.* **1888.**

Kussmaul, A. *Zur Anatomie und Physiologie der Beckenorgane. Leipzig* **1854.**

— *Von dem Mangel, der Verkümmerung und Verdoppelung der Gebärmutter, von der Nachempfängnis und der Ueberwanderung des Eies. Würzburg* **1859.**

Lachi, P. *De la membrane granuleuse ovarienne et de ses éléments. Arch. ital. biolog. T. VI.* **1884.**

— *Degli elementi constituenti il disco proligero nell' ovaia della vitella. Estr. dello Sperimentale. Firenze* **1886.**

Laguesse, E. *Sur le développement du mésenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens. C. R. Soc. de biol. Série 9. T. III.* **1891.**

Landois, H. *Kloakenbildung bei einem weiblichen Hausschwein. Zool. Garten. p. 79—80.* **1878.**

Lane-Claypon, F. E. *On the post-natal formation of primordial ova. Proc. Physiol. Soc. in Journ. of Physiol. Vol. XXXII.* **1905.**

Lang, A. *Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. III. p. 187—251.* **1881.**

— *Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel. Bd. XI.* **1884.**

— *Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. Naturw. N. F. Bd. XXXI. p. 1—373.* **1903.**

Lange, J. *Die Bildung der Eier und Graaf'schen Follikel bei der Maus. Diss. Würzburg u. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XXX.* **1896.**

Langenbacher, L. *Beiträge zur Kenntnis der Wolff'schen und Müller'schen Gänge bei Säugern. Arch. mikr. Anat. Bd. XX.* **1887.**

Langenbeck, J. C. *Commentarius de structura peritonei. Göttingen* **1817.**

Langer, C. *Ein neuer Fall von Uterus masculinus bei Erwachsenen. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1881.**

Langerhans, P. *Zur Anatomie des Amphioxus lanceol. Arch. mikr. Anat. Bd. XII. p. 290—348.* **1876.**

— *Ueber 40 Sagittalschnitte durch gefrorene Leichen neugeborener Mädchen. Arch. Gynäk. Bd. XIII.* **1878.**

— *Ueber die accessorischen Geschlechtsorgane. Virch. Arch. Bd. LXI.* **1880.**

Langhans. *Ueber die Drüsenschläuche des menschlichen Ovariums. Arch. pathol. Anat. Bd. XXXVIII.* **1867.**

Lankester, E. R. *On some new points in the structure of Amphioxus and their bearing on the morphology of Vertebrata. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XV. p. 257—267.* **1875.**

— *Contributions to the knowledge of Amphiox. lanceolat. Ibid. Vol. XXIX. p. 365—408.* **1889.**

— and **Willey, A.** *The development of the atrial chamber of Amphioxus. Ibid. Vol. XXXI. p. 445—466.* **1890.**

Lataste, Fernand. *Injection des canaux péritonéaux chez la Testudo nemoralis. Journ. Zool. T. VI.* **1878.**

Laulanié, J. *Sur l'évolution comparée de la sexualité dans l'individu et dans l'espèce. C. R. Acad. Paris. T. CI.* **1885.**

— *Sur les connexions embryogéniques des cordons medullaires de l'ovaire avec les tubes du corps de Wolff et leur homologie avec les tubes séminifères chez les Mammifères. C. R. Soc. biol. Sér. 8. T. III.* **1886***a.*

— *Sur le mode d'évolution et le rôle de l'épithélium germinatif dans le testicule embryonnaire du poulet. Ibid. T. III* **1886***b.*

— *Sur les ovules mâles de l'ovaire embryonnaire des oiseaux. Ibid. T. III.* **1886***b.*

— *Recherches sur le développement de l'éminence génitale du poulet. Bull. Soc. d'hist. nat. Toulouse. Année XX. p. 18—19.* **1886***d.*

— *Sur l'origine commune et le rôle variable de l'épithélium germinatif et des cordons sexuels dans l'ovaire. C. R. Soc. biol. Paris. T. V.* **1888.**

Lauth. *Mémoire sur le testicule humain. Mém. Soc. hist. nat. Strasbourg. T. I.* **1832.**

v. Lavalette-St. George, G. *Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eiteile. Arch. mikr. Anat. Bd. II. p. 56—66.* **1866.**

— *Ueber die Genese der Samenkörper. Ebenda. Bd. XII.* **1876.**

— *Ueber die Genese der Samenkörper. 5. Mitt. Ebenda. Bd. XV.* **1878***a.*

— *De spermatosomatum evolutione in plagiostomis. Bonn, Universitätsprogr.* **1878***b.*

— *Zwitterbildungen beim kleinen Wassermolch (Triton taeniat.). Arch. mikr. Anat. Bd. XLV.* **1895.**

Lawson-Tait. *Traité des maladies des ovaires. Trad. par A Olivier. Paris* **1886.**

Lebedinsky, J. *Ueber die Embryonalniere von Calamoichthys calabaricus. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIV.* **1895.**

Lebrun, H. *Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. La Cellule. T. VII.* **1891.**

Ledru. *Hymen. Thèse Paris.* **1855.**

Legay, Ch. *Développement de l'utérus jusqu'à la naissance. Thèse Lille.* **1884.**

Legge, F. *Contribuzione alla conoscenza dell' uovo ovarico del Gallus domesticus. Arch. sc. med. Torino.* **1886.**

— *Seconda contribuzione alla conoscenza dell' uovo ovarico nel Gallus domesticus. Il nucleo vitellino. Bull. Accad. med. Roma* **1887***a.*

— *Sulla struttura dell' ovario del Meles taxus. Camerino* **1887***b.*

— *Sul significato morfologico dei cordoni midollari dell' ovaja. Bull. R. Accad. Roma, Anno XIV.* **1888***a.*

— *Sui rapporti dei canali e cordoni segmentali dell' ovaja coll' epitelio germinativo e coi follicoli di Graaf. Atti Accad. med. Roma. Anno XV.* **1888***b.*

Legros, R. *Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanc. C. R. 3. Congrès int. zool. Leyde.* **1896.**

— *Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XV.* **1902.**

Legueu, F. *L'anatomie chir. du bassinet et l'exploration interne du reine. Ann. de Guyon.* **1891.**

— *Des rapports entre le testicule et la prostate. Arch. physiol. norm. et path. A. XXVII.* **1896.**

Lehmann, O. *Beiträge zur Frage von der Homologie der Segmentalorgane und Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochäten. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XXI.* **1887.**

Leisewitz, Th. *Reste des Wolff-Gartner'schen Ganges im paravaginalen Bindegewebe. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. LIII. p. 269—279.* **1905.**

Lenhossék. *Das Venensystem der Niere. Arch. pathol. Anat. Bd. LXVIII.* **1876.**

Lennhoff u. Becker. *Beziehungen zwischen Körperform und Lage der Nieren. Centralbl. allg. Pathol. u. path. Anat. Bd. X.*

Leopold, G. *Untersuchungen über das Epithel des Ovariums und dessen Beziehungen zum Ovulum. Diss. Leipzig.* **1870.**

Lereboullet. *Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nova Acta Leop.-Carol. T. XXIII.* **1851.**

— *Résumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du brochet et de la perche et de l'écrevisse. Annal. sc. nat., zool. Sér. 4. T. I.* **1854.**

— *Recherches sur l'embryologie comparée. Ibid. T. XVI et XVII.* **1861**a.

— *Embryologie de la truite commune. Ibid. Sér. 5. T. XVI.* **1861**b.

— *Recherches d'embryologie comp. sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mém. sav. étrang. Ac. sc. T. XVII.* **1873.**

Lesbre, F. X. *Études sur le phénomène de la descente des testicules. Bull. Soc. d'anthrop. Lyon. T. XXII. p. 91—118.* **1904.**

Letzerich. *Pflüger's Unters. physiol. Inst. Bonn.* **1865.**

Levi, G. *Dello sviluppo del pronephros nella Salamandrina perspicillata. Arch. ital. anat. e embriol. Vol. II. p. 97—121.* **1903.**

— *Sull' origine delle cellule germinali. Nota riassuntiva. Arch. fisiol. Vol. II. p. 243—245.* **1905.**

Leuckart, R. *Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane. Göttinger Studien.* **1847.**

— *Vesicula prostatica, in Todd's Cyclopedia. London* **1849—52.**

Leydig, F. *Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. II.* **1850.**

— *Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Müller's Arch.* **1851.**

— *Beiträge zur mikroskop. Anatomie und Entwickelung der Rochen und Haie.* **1852.**

— *Anatomisch-histologische Untersuchung über Fische und Reptilien. Berlin* **1853.**

— *Histologische Bemerkungen über Polypterus bichir. Z. Z. Bd. V. p. 40—70.* **1854.**

— *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M.* **1857.**

— *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* **1872.**

— *Ueber die einheimischen Schlangen. Abhandl. d. Senckenbergischen naturf. Gesellsch. Bd. XIII.* **1884.**

Lichtenberg, A. *Ueber die Herkunft der paraurethralen Gänge des Mannes. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. LII. p. 1192—1194.* **1905.**

— *Beiträge zur Histologie, mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Urogenitalkanales des Mannes und seine Drüsen. Anat. Hefte Bd. XXXI. Heft 93. p. 65—198. 15 Textfig. 10 Taf.* **1906.**

Lieberkühn, N. *Ueber die Allantois und die Nieren von Säugetieren. Sitz.-Ber. naturf. Ges. Marburg.* **1876.**

— *Querschnitte von der Anlage der Allantois und der Harnblase von Meerschweinchen-embryonen. Marb. Sitz.-Ber.* **1882.**

Lilienfeld, B. *Beiträge zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Marb. Inaug.-Diss.* **1856.**

Limon, M. *Note sur l'épithélium des vésicules séminales et de l'ampoule des canaux déférents du taureau. Journ. de l'anat. et de la phys. T. XXXVII.* **1901.**

— *Étude histologique et histogénique de la glande interstitielle de l'ovaire. Arch. d'anat. micr. T. V.* **1902.**

List, Heinr. *Ueber die Beziehungen der Harnblase zu dem Enddarm bei Teleostier-embryonen.* **1889.**

Lister and **Fletcher.** *On a condition of the median portion of the vagina apparatus in the Macropodidae. Proc. Zool. Soc. London.* **1881.**

Ljachowski, E. M. *Ueber Veränderungen der Prostata im Kindesalter. Diss. med. Petersburg.* **1903.** *(Russisch.)*

Lobstein, J. F. *De hernia congenita in qua intestinum in contactu testis est. Argent.* **1771.**

— *Recherches et observations anatomico-phys. sur la position des testicules dans le bas ventre du foetus, et leur descente dans le scrotum. Schweighaeuser's Arch. art. accouch. Strasbourg.* **1801.**

Lockwood, C. B. *The development and transition of the testis, normal and abnormal. Journ. Anat. Phys. Vol. XXI. p. 635—664.* **1887.**

— *Devclopment and transition of the testis, normal and abnormal. Ibid. Vol. XXII. Pt. III. p. 461—778. Pt. IV. p. 505—541.* **1888.**

Loeb, L. *Ueber die hypertrophischen Vorgänge bei der Follikelatresie nebst Bemerkungen über die Oocyten in den Marksträngen und über Teilungserscheinungen am Ei im Ovarium des Meerschweinchens. Arch. mikr. Anat. Bd. LXV.* **1905.**

Loewe, L. *Ueber die sogenannte ungestielte oder Morgagni'sche Hydatide. Arch. mikr. Anat. Bd. XVI.* **1879***a.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Säugetierniere. Ebenda. Bd. XVI.* **1879***b.*
— **Fr.** *Ueber Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch (Clupea alosa). Arch. mikr. Anat. Bd. LXIII. p. 313—342.* **1903.**
Loewenthal, N. *Notiz über die Protoplasmastruktur der Kornzellen des Eierstockes. Anat. Anz. Bd. II.* **1888.**
— *Note sur la structure fine des glandes de Cowper du rat blanc. Bibl. anat. Année IV.* **1896.**
Loisel, G. *Sur l'origine embryonnaire et l'évolution de la sécrétion interne du testicule. C. R. Soc. biol. T. LIV.* **1902***a.*
— *Sur l'origine du testicule et sur sa nature glandulaire. Ibid. T. LIV.* **1902***b.*
— *Sur le lieu d'origine, la nature et le rôle de la sécrétion interne du testicule. Ibid. T. LIV.* **1902** *c.*
— *Étude sur la spermatogénèse chez le Moineau domestique. Journ. anat. phys.* **1902** *d.*
— *Origine et fonctionnement de la glande germinative chez les embryons d'oiseaux. C. R. Ass. anatom. Sess. V. p. 204—207.* **1903.**
— *Les phénomènes de sécrétion dans les glandes génitales. Revue générale et faits nouveaux. Journ. anat. phys. Année XL. p. 536—562. Année XLI. p. 58—93.* **1904. 1905.**
— *Recherches des graisses et des lécithines dans les testicules de cobayes en évolution. C. R. Soc. biol. Paris. T. LIX.* **1905.**
Lonsky, F. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Darmrohres und des Urogenitalsystems von Hyrax. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXVII. p. 579—621.* **1903.**
Lossen, W. *Ueberzähliger Hoden. Festschr. 50-jähr. Best. Stadtkrankenhaus Dresden-Friedrichstadt.* **1899.**
Lothrop, Harriet E. *Ueber Regenerationsvorgänge im Eierstocke. Med. Diss. Zürich.* **1890.**
Lott, Gustav. *Zur Anatomie der Cervix uteri. Diss. Erlangen* **1872.**
Loyez, M. *Les premiers stades du développement de la vésicule germinative chez les Reptiles (Sauriens et Chéloniens). Bull. Soc. philomat. Paris. Sér. 1. p. 456—462.* **1902.**
— *L'épithélium folliculaire et la vésicule germinative de l'œuf des oiseaux. C. R. Ass. d. anat. Sess. V. p. 81—85.* **1903.**
— *Recherches sur le développement ovarien des oeufs méroblastiques à vitellus nutritiv abondant. 4 Taf. 44 Textfig. Arch. anat. microsc. T. VIII. p. 69—237.*
Lubosch, W. *Ueber die Geschlechtsdifferenzierung bei Ammocoetes. A. V. Heidelberg. p. 66—74.* **1903.**
Ludwig, H. *Die Eibildung im Tierreich. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. I.* **1874.**
— *und* **Tomsa.** *Die Lymphwege des Hodens. Sitz.-Ber. Akad. Wien. III. Abt.* **1861.**
Luschka, H. *Die Appendikulargebilde des Hodens. Virch. Arch. Bd. VI.* **1854.**
Lutze, G. *Kloakenbildung beim Hausschweine. Zool. Garten. Jahrg. 29.* **1889.**
Maas, O. *Ueber die Entwickelungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. X. p. 473—510.* **1897.**
Mac Bride, E. W. *The development of the oviduct in the frog. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIII.* **1892.**
Mac Callum, J. B. *Notes on the Wolffian body of higher Mammals. Amer. Journ. Anat. Vol. I. p. 245—260.* **1902.**
Mac Intosh, Carmichael, Wm. *and* **Prince, E. E.** *On the development and life-histories of the Teleostean food- and other fishes. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXXV. p. 665—946.* **1888.**
Mac Leod. *Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. biol. T. I, ebenso Arch. biol. T. II.* **1880. 1881.**
— *Recherches sur l'appareil repr. des poissons osseux. Bull. Acad. sc. Belgique. Année L.* **1881** *a.*
— *Recherches sur la structure et le développement de l'appareil reprod. femelle des Téléostéens. Arch. biol. T. II.* **1881***b.*
Malpighi. *Dissertatio epistolica ad Jacobum Sponium.* **1681.**
— *Opera omnia. London* **1686.** *Lugd. Batav.* **1687.**
von Mandach, Friedrich. *Beiträge zur Anatomie des Uterus von Neugeborenen und Kindern. Diss. Bern u. Arch. path. Anat. Bd. CLVI.* **1899.**
Marchand, F. *Beiträge zur Kenntnis der Ovarialtumoren. Abhandl. Naturw. Ges. Halle. Bd. IV.* **1879.**
Marcussen, J. *Sur le développement des parties génitales et uropoétiques chez les Batraciens. Gaz. méd. Paris.* **1851.**
— *Ueber die Entwickelung des Geschlechts- und Harnapparates bei den Batrachiern.*

Froriep's Tagesber. über d. Fortschr. d. Natur- u. Heilk., Abt. f. Zoolog. u. Paläontologie. Bd. II. **1852.**
Maresch, R. *Ueber die Zahl uud Anordnung der Malpighi'schen Pyramiden in der menschlichen Niere. Anat. Anz. Bd. XII. p. 299—311.* **1896.**
Marocco, Cesare. *Ricerche sulla formazione della portio e sul decorso dei fasci muscolari del segmento fornico-cervicale. Atti Soc. ital. chirurg. Roma.* **1900.**
— *Ulteriori ricerche sulla formazione della portio etc. Bull. Accad. med. Roma. Vol. VII.* **1901.**
Marshall, A. M. *On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. Journ. Anat. Phys. Vol. XVIII. p. 121—144.* **1884.**
— *and* **Bles, E. J.** *The development of the kidneys and fat-bodies in the frog. Stud. Biol. Lab. Owen's Coll. Vol. II. p. 133—158.* **1890.**
Martin, A. *Lage und Bandapparat des Uterus. Festschr. f. C. Ruge.* **1896.**
— **E.** *Anlage des Wolff'schen Ganges beim Kaninchen. Vorgel. von Strahl in Marb. Sitz.-Ber.* **1886.**
— *Ueber die Anlage der Urniere bei Kaninchen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXII. p. 109—123.* **1888.**
— **P.** *Entwickelung der cavernösen Körper des Penis und der Harnröhre bei der Katze. Deutsch. Zeitschr. Tiermed. Bd. XVI.* **1889.**
— **R.** *Commentarius de herniae ita dictae congenitae ortu et sede. Nov. Act. Soc. scient. Upsala.* **1780.**
Martin St. Ange, G. J. *Étude de l'appareil réproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés — au point de vue anatomique, physiologique et zoologique. Mém. savants Acad. d. sc. de l'Instit. imp. de France. T. XIV. p. 1—232.* **1856.**
Martin et **Léger.** *Des appareils sécréteurs des organes génitaux externes chez la femme. Arch. génér. méd. T. XIX.* **1862.**
Matthews, J. D. *Oviduct in an adult male skate. Journ. Anat. Phys. norm. and pathol. Vol. XIX. p. 144—149.* **1885.**
Matthieu. *De la cellule interstitielle du testicule. Thèse Nancy.* **1898.**
Mayer, P. *Ueber die Entwickelung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. VII. p. 338—370.* **1887.**
Mayer, A. *Restbildung des Wolff'schen Körpers, einem dritten Hoden ähnelnd, bei Hydrocele des Samenstranges. Diss. med. München.* **1901.**
Mazza, F. *Sulla prima differenziazione delle gonadi e sulla maturazione della uova nella Lebias calaritana. Monit. zool. Ital. Anno XII. p. 235—237.* **1901.**
Mazzarelli, E. *Bemerkungen über die Analniere der freilebenden Larven der Opisthobranchier. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. p. 767—774.* **1898.**
Meckel, H. *Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbeltiere. Halle* **1848.**
— **J. F.** *De hernia congenita singulari. Berlin* **1772.**
— *Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie.* **1806.**
Meier, Fritz. *Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitz.-Ber. Naturw. Ges. Leipzig. p. 38—44.* **1875.**
Meixner, Karl. *Zur Frage des Hermaphroditismus verus. Zeitschr. Heilk. Bd. XXVI.* **1905.**
Merkel, Fr. *Ueber die Entwickelungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen. Reichert u. Dubois' Arch. Physiol.* **1871.**
— *Die Pars ampullaris recti. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. X.* **1900.**
— *Ueber die Krümmung der Pars fixa urethrae. Anat. Anz. Bd. XXIII.* **1903.**
— **W.** *Beiträge zur pathologischen Entwickelung der weiblichen Genitalien. Med. Diss. Erlangen.* **1856.**
Mettenheimer, H. *Ein Beitrag zur topographischen Anatomie der Brust-, Bauch- und Beckenhöhle des neugeborenen Kindes. Morphol. Arb. Bd. III, u. Preisarbeit Straßburg.* **1894.**
Meyer, Eduard. *Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. VII. p. 592—741.* **1887.**
— *Studien über den Körperbau der Anneliden. II. Ebenda. Bd. VIII. p. 462—662.* **1888.**
— *Studien über den Körperbau der Anneliden. III. Ebenda. Bd. XIV. p. 247—585.* **1901.**
— **Erich.** *Ueber Entwickelungsstörungen der Niere. Virch. Arch. path. Anat. u. Phys. u. klin. Med. Bd. CLXXIII. p. 209—247.* **1903** *a.*
— *Ueber einige Entwickelungshemmungen der Niere. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. L. p. 768—771.* **1903** *b.*
— **Fritz.** *Ueber die Nieren der Flußneunaugen. Centralbl. med. Wiss.* **1876.**
— **Hans.** *Die Entwickelung der Urniere beim Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI. p. 138—172.* **1890.**

Meyer, Hans. *Ueber die Entwickelung der menschlichen Eierstöcke. Arch. Gynäk. Bd. XXII.* **1883.**

— **Hermann.** *Ueber das Vorkommen eines Processus vaginalis peritonei beim weiblichen Foetus. Müller's Arch. Anat. Phys.* **1845.**

— **Robert.** *Accessorische Nebennieren im Lig. latum. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XXXVIII.* **1898***a.*

— *Zur Entstehung des doppelten Uterus. Ebenda. Bd. XXXVIII.* **1898***b.*

— *Ueber die fötale Uterusschleimhaut. Ebenda. Bd. XXXVIII.* **1898***c.*

— *Ueber epitheliale Gebilde im Myometrium des fötalen und kindlichen Uterus einschl. des Gartner'schen Ganges. Berlin* **1899.**

— *Ueber den intrapelvinen Teil des Cremasters beim Weibe. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XLI.* **1900.**

— *Ueber Drüsen der Vagina und Vulva bei Föten und Neugeborenen. Ebenda. Bd. XLVI.* **1901***a.*

— *Knochenherd in der Cervix eines fötalen Uterus. Arch. pathol. Anat. Bd. CLXVII.* **1901***b.*

— *Ueber Ektoderm-(Dermoid-)Cysten im Ligamentum latum. am Samenstrang und am Nebenhoden bei Föten und Neugeborenen. Ebenda. Bd. CLXVIII.* **1902.**

— *Die subserösen Epithelknötchen an Tuben, Ligam. latum, Hoden und Nebenhoden (sogenannte Keimepithel- oder Nebennierenknötchen). Virch. Arch. Bd. CLXXI. p. 443—472.* **1903***a.*

— *Ueber Adenom- und Carcinombildung an der Ampulle des Gartner'schen Ganges. Ebenda. Bd. CLXXIV.* **1903***b.*

— *Ueber die Beziehung der Urnierenkanälchen zum Cölomepithel nach Untersuchungen an Meerschweinchen. Anat. Anz. Bd. XXV. p. 16—25.* **1904.**

— *Einmündung eines Ureters in eine Uterovaginalcyste des Wolff'schen Ganges mit Erklärung der normalen Entwickelung und Phylogenese. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XLIX.* **1905.**

Messing, W. *Anatomische Untersuchungen über die Testikel der Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat.* **1877.**

Meyerstein. *Ueber die Eileiter einiger Säugetiere. Zeitschr. rat. Med. 3. Reihe. Bd. XXIII.* **1865.**

von Mihalkovics. *Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Ber. mat.-nat. Kl. sächs. Ges. Wiss.* **1873.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. II. p. 41—62, 65—106, 284—339, 348—385, 387—433, 435—485.* **1885.**

— *Briefliche Mitteilungen an van Wijhe, zitiert von van Wijhe in seiner Arbeit in Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIII.* **1889.**

Mikucki, W. *Histologischer Bau und Entwickelung der Tube. Preisschr. Warschau.* **1895.** *(Polnisch.)*

Milne-Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. VIII.* **1863.**

Minot, Ch. S. *Differentiation of the primitive segments in vertebrates. Proc. Am. Assoc. Advanc. Sc. 33. Meeting Indianopolis.* **1890.**

— *Gegen das Gonotom. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

— *The veins of the Wolffian body. Science. N. S. Vol. VII.* **1898***a.*

— *On the veins of the Wolffian bodies in the pig. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XXVIII. p. 265—274.* **1898***b.*

Mitsukuri. *The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zool. Anz. Bd. XI.* **1888.**

v. Möller, F. *Ueber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXV. p. 573—598.* **1899.**

Mollier, S. *Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. Anat. Entw. p. 207—235.* **1890.**

Mörike, R. *Die Uterusschleimhaut in den verschiedenen Altersperioden und zur Zeit der Menstruation. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. VII.* **1881.**

Monro, Alexander. *Dissertatio de testibus et de semine in variis animalibus. Edinburg* **1755.**

Montgomery, T. H. *Morphological superiority of the female sex. Proc. Americ. Philos. Soc. Vol. XLIV.* **1904.**

Morgagni, Joh. B. *Adversaria anatomica. IV. Patav.* **1719.**

Morris, R. T. *Is evolution trying to do away with the clitoris? Trans. Amer. Soc. Obstet. a. Gynec. Vol. XXIV.* **1892.**

Muehl, G. *Rudimentäre Entwickelung von Uterus und Vagina. Inaug.-Diss. Greifswald* **1892.**

Müller, Cl. *Ueber die Tyson'schen Drüsen beim Menschen und einigen Säugetieren. Med. Diss. Halle* **1902.**

Müller, Joh. Christof. De genitalium evolutione. Diss. Halle ***1815.***
— *Johs. Ueber die Wolff'schen Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. Meckel's Arch. Anat. Phys. p. 65—70.* ***1829.***
— *De glandularum secernentium structura etc.* ***1830*** *a.*
— *Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Tiere. Düsseldorf* ***1830*** *b*
— *De ovo humano atque embryone observat. anat. Bonnae. Habilitat.-Programm.* ***1830*** *c.*
— *Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. Zeitschr. Physiol. Bd. IV.* ***1832.***
— *Ueber zwei verschiedene Typen in dem Bau der erektilen männl. Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln und über die Entwickelungsformen dieser Organe unter den Wirbeltieren überhaupt. Berlin. Abhandl.* ***1836*** *a.*
— *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.* ***1836*** *b.*
— *Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Brachiostoma lubricum (Amphiox. lanceol.). Abhdl. K. Akad. Wiss. Berlin. p. 79–116.* ***1842*** *(ersch.* ***1844****).*
— *Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Ebenda.* ***1845.***
— *Anmerkung zu dem Aufsatze von Stannius „Ueber eine der Thymus entsprechende Drüse bei Knochenfischen. Müller's Arch. Anat. u. Phys.* ***1850.***
— *Ueber zahlreiche Porenkanäle in der Eikapsel der Fische. Ebenda.* ***1854.***
— ***Peter.*** *Ueber utero-vaginale Atresien und Stenosen. Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk. Würzburg.* ***1868.***
— *Das Porenfeld der Niere des Menschen u. einiger Haussäugetiere. Arch. Anat. Entw.* ***1883.***
— *Die Entwickelungsfehler des Uterus. Handb. d. Frauenkr. Bd. I. Stuttgart* ***1885.***
— ***V.*** *Ueber die Entwickelungsgeschichte und feinere Anatomie der Bartholinischen u. Cowper'schen Drüsen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* ***1892.***
— ***W.*** *Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. VII.* ***1873.***
— *Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Ebenda. p. 94—129.* ***1875.***
Nagel, W. *Ueber die Entwickelung der Sexualdrüsen und der äußeren Geschlechtsteile beim Menschen. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin.* ***1888*** *a.*
— *Das menschliche Ei. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXI. p. 342—423.* ***1888*** *b.*
— *Beitrag zur Genese der epithelialen Eierstocksgeschwülste. Arch. Gynäk. Bd. XXXIII.* ***1888*** *c.*
— *Ueber das Vorkommen von Primordialeiern außerhalb der Keimdrüsenanlage beim Menschen. Anat. Anz. Bd. IV.* ***1889*** *a.*
— *Ueber den Wolff'schen Körper des menschlichen Embryos. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XVII.* ***1889*** *b.*
— *Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge beim Menschen. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin.* ***1889*** *c.*
— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIV. p. 269—384.* ***1889*** *d.*
— *Beitrag zur Lehre von der Herkunft des Fruchtwassers. Arch. Gynäk. Bd. XXXVI.* ***1889*** *e.*
— *Bemerkungen zu Janošik's Berichtigung zu Nagel's Arbeit „Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems". Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* ***1890*** *a.*
— *Ueber die Entwickelung des Uterus und der Vagina beim Menschen. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin* ***1890*** *b.*
— *Ueber die Entwickelung des Uterus und der Vagina beim Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI.* ***1891*** *a.*
— *Ueber die Lage des Uterus im menschlichen Embryo. Arch. Gynäk. XLI.* ***1891*** *b.*
— *Ueber die Entwickelung der Harnblase beim Menschen und bei Säugetieren. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin.* ***1892*** *a.*
— *Ueber die Entwickelung der Urethra und des Dammes beim Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. XL.* ***1892*** *b.*
— *Ueber die Entwickelung der Urethra und des Dammes. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin.* ***1892*** *c.*
— *Bemerkungen zu der Abhandlung Dr. Schottländer's „Ueber den Graaf'schen Follikel etc." Arch. mikr. Anat. Bd. XLI. p. 706—708.* ***1893.***
— *Ueber die Entwickelung der inneren und äußeren Genitalien beim menschl. Weibe. Arch. Gynäk. Bd. XLV. p. 453—477.* ***1894.***
— *Ueber die Gartner'schen Gänge beim Menschen. Centralbl. Gynäk. Jhrg. XIX.* ***1895.***
— *Die weiblichen Geschlechtsorgane. Bardeleben's Handb. Anat. Bd. VII, 2.* ***1896*** *a.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalsystems beim Menschen. Arch. Anat. u. Entw. p. 347—351.* ***1896*** *b.*

Nagel, W. *Entwickelung und Entwickelungsfehler der weiblichen Genitalien. Handb. d. Gynäkol.* **1897.**

— *Zur Frage des Hermaphroditismus verus. Arch. Gynäk. Bd. LVIII.* **1899.**

Nansen, F. *Protandric hermaphrodite amongst the vertebrates (Myxine glut.). Bergens Museum Aarsberetning.* **1887.**

Natanson, Karl. *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Uterus unicornis. M. f. G. u. G. Bd. XX. 1195–1218.* **1904.**

Negrini, F. *Contributo alla anatomia dei canali di Malpighi (detti di Gartner) nella vacca. Parma* **1896.**

Neidert, L. u. Leiber, A. *Ueber Bau und Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolat. Zool. Jbr. Abt. Anat. Bd. XVIII. p. 187—222.* **1903.**

Nekrassow, A. *Einige Bemerkungen über das Entstehen der Urniere bei Limnaea. Zool. Anz. Bd. XXII.* **1899.**

Neugebauer, F. L. *Zur Lehre von den angeborenen und erworbenen Verwachsungen und Verengerungen der Scheide, sowie des angeborenen Scheidenmangels mit Ausschluß der Mißbildungen. Berlin* **1895** *a.*

— *Bericht über einen einzig dastehenden Fall von Pseudo-Hermaphroditismus mit Bericht über 11 eigene einschlägige Beobachtungen. Verh. 6. Kongr. Dtsch. Ges. Gynäk. Wien* **1895** *b.*

— *Bisexuelle Entwickelung der sexuellen Kanäle. Entwickelung des Uterus bei dem Menschen. (Polnisch.) Medyc. Warzawa. Bd. XXXIII.* **1905.**

Neuhäuser, H. *Beiträge zur Lehre vom Descensus der Keimdrüsen. 2. Teil. Der Descensus während des Bestehens der Urniere und seine Beziehungen zur Beckendrehung. Zeitschr. Morph. u. Anthrop. Bd. VI. p. 322—359.* **1903.**

Neumann, E. *Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel bei Fröschen.* **1875.**

— *Dermoidcyste eines überzähligen Eierstockes mit maligner (perithelialer) Degeneration der Cystenwand. Arch. Gynäk. Bd. LVIII.* **1899.**

Nicolas, M. A. *Organes érectils. Thèse Paris.* **1886.**

— *Sur l'appareil copulateur du bélier. Journ. anat. phys.* **1887.**

— *Anatomie des organes génito-urinaires. Paris* **1888** *a.*

— *Sur quelques détails relatifs à la morphologie des éléments épithéliaux des canalicules du corps de Wolff. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. V.* **1888** *b.*

Niemann, O. *Ueber den Processus vaginalis peritonei beim weiblichen Geschlecht. Med. Diss. Göttingen* **1882.**

Nuck, A. *Adenographia curiosa et uteri feminei anatome nova. Leidae* **1692.**

Nussbaum, J. *Zur Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane der Hirudineen. Zool. Anz. Bd. VIII.* **1885.**

— **M.** *Ueber die Niere der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. Bonn.* **1878.**

— *Ueber die Entwickelung der samenableitenden Wege der Anuren. Zool. Anz. Bd. III.* **1880** *a.*

— *Ueber die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. Ebenda. Bd. III.* **1880** *b.*

— *Von der Bedeutung der Hodensubstanz. Arch. Anat. Entw.* **1880** *c.*

— *Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII. p. 1—121.* **1880** *d.*

— *Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Vorl. Mitt. zur Kenntnis der Nierenorgane. Ebenda. Bd. XXVII. p. 442—480.* **1886.**

— *Der Geschlechtsteil der Froschniere. Zool. Anz. Bd. XX. p. 425—427.* **1897.**

— *Notiz zu dem Aufsatz O. Frankl's „Die Ausführwege der Harnsamenniere des Frosches". Arch. mikr. Anat. Bd. LI. p. 213—214.* **1898.**

— *Zur Entwickelung des Geschlechtes beim Huhn. Anat. Verh. Bd. XV. p. 38—40.* **1901.**

— *Zur Entwickelung des Urogenitalsystems beim Huhn. C. R. Ass. d. A. Sess. 5. Liége. p. 69—71.* **1903.**

— *Die Lappenbildung des Hodens einheimischer Urodelen. Zool. Anz. Bd. XXIX. p. 175—176.* **1905.**

Oberdieck, G. *Ueber Epithel und Drüsen der Harnblase und der weiblichen und männlichen Urethra. Preisschr. Göttingen* **1884.**

Oellacher, J. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXII.* **1872.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Forellenei. Ebenda. Bd. XXIII. p. 1—115.* **1873.**

Oesterreicher, H. *Neue Darstellung der Lehre von den Ortsveränderungen der Hoden. Leipzig* **1830.**

Oken u. Kieser. *Beiträge zur vergl. Zoologie, Anatomie und Physiologie. Bamberg und Würzburg* **1806.**

Okiuschitz. *Altersveränderungen des Hymen. Med. Diss. St. Petersburg.* **1903.** *(Russisch.)*
Orr, H. *Contribution to the embryology of the Lizard. Journ. Morph. Vol. I. p. 311—372.* **1887.**
Ortmann. *Eine Art Kloakenbildung bei einem Schweine. Berl. tierärztl. Wochenschr. Jhrg.* **1892.**
Ostroumoff, A. *Studien zur Phylogenie der äußeren Genitalien bei Wirbeltieren. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. II.* **1888** *a.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. Zool. Anz. Bd. XI. p. 620—622.* **1888** *b.*
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. Mém. Soc. Nat. Univ. Kasan. T. XIX.* **1888** *c. (Russisch.)*
— *Ueber Retterer: Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des mammifères. Odessa* **1891.** *(Russisch.)*
— *Studien zur Phylogenie der äußeren Genitalien bei Wirbeltieren. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XI.* **1893.**
Oudemans, J. Th. *Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Haarlem* **1892.**
Owen, R. *On the generation of the marsupial animals with the description of the impregnated uterus of the Kangoroo. Philos. Trans. Vol. CXXIV.* **1834.**
— *Description of Lepidosiren annectens. Trans. Linnean Soc. Vol. XVIII.* **1841.**
Owsjannikow. *Studien über das Ei der Knochenfische. Mém. Acad. imp. Pétersbourg. T. XXIII.* **1885.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Flußneunauges. Bull. Accad. imp. sc. Pétersbourg T. XXXIII. p. 83—95.* **1888,** *erschienen* **1890.**
Owtschinnikow. *Das Ovarium im Kindesalter. Med. Diss. Petersburg* **1903.** *(Russisch.)*
Paladino, G. *Della caducità del parenchimo ovarico e del suo rinnovamento mercè ripetizione del processo di primordiale produzione. Giorn. internaz. sc. med. Anno III.* **1881.**
— *De la caducité du parenchyme de l'ovaire etc. Arch. ital. biolog. T. I.* **1882.**
— *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Napoli* **1887.**
— *La destruction et le renouvellement continuel du parynchyme ovarique des mammifères. Arch. ital. biol. T. IX.* **1888.**
— *La rigenerazione del parenchima ovarico nella donna. Monit. zool. Anno V.* **1894** *a.*
— *La regénération ovarique chez la femme. Arch. ital. biol. T, XXI.* **1994** *b.*
— *Sur le type de structure de l'ovaire. Ibid. T. XXIX.* **1898.**
Paletta, J. B. *Nova gubernaculi Hunteriani et tunicae vaginalis anatomica descriptio.* **1777** *78.*
Pallin, G. *Beiträge zur Anatomie und Embryologie der Prostata und der Samenblasen. Arch. Anat. u. Entw. p. 135—176.* **1901.**
Pansch, Ad. *Anatomische Bemerkungen über Lage und Lageveränderungen des Uterus. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1874.**
Pappenheim. *Ueber die Muskelfasern des Mesometriums der Säugetiere. Müller's Arch. Anat. u. Phys.* **1840.**
Parker, W. N. *On the kidneys of Teleostei. Rep. Brit. Ass. Meeting LII.* **1882.**
— *Zur Anatomie und Physiologie von Protopterus annectens. Ber. Naturf. Ges. Freiburg Bd. IV. p. 83—108.* **1888.**
— *On the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Trans. R. Irish Acad. Vol. XXX.* **1892.**
Paschkis, Rudolf. *Zur Kenntnis der accessorischen Gänge am Penis (sogenannte paraurethrale Gänge). Arch. Dermat. u. Syph. Bd. LX.* **1902.**
Paterson, A. M. *The genito-urinary organs of the female Indian Elephant. Journ. Anat. Phys. Vol. XXXII.* **1898.**
Path. *Descensus testiculorum.* **1757.**
Pellacini. *Der Bau des menschlichen Samenstranges. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**
v. Perenyi. *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta und Lacerta viridis. Zool. Anz. Bd. X.* **1887.**
— *Entwickelung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Ebenda. Bd. XI. p. 138—141.* **1888.**
— *Amnion und Wolff'scher Gang bei den Eidechsen. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn. Bd. VI. p. 14—26.* **1889.**
Perls. *Lehrbuch der allgemeinen Pathologie. 2. Aufl. Stuttgart* **1886.** *(Damm.)*
Pestalozza, E. *Contributo allo studio della formazione dell' imene. Annal. ostetr. e ginecol. Anno XXIII. p. 841—850.* **1901.**
Peters, H. *Entwickelung der Coecilien. Berl. Monatsber.* **1875.**
Petraroja, L. *Sulla struttura e sullo sviluppo del rene. Napoli, Stab. tib. Pierro e Veraldi. 34 pp.* **1902.**

Pflüger, E. *Untersuchungen zur Anatomie und Physiologie der Säugetiere I—IV Allg. med. Centr.-Ztg.* **1861. 1862.**

— *Die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. Leipzig* **1863.**

— *Ueber die geschlechtsbestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflüger's Arch. Bd. XXIX.* **1882.**

Phisalix, C. *Sur l'anatomie d'un embryon humain de trentedeux jours. C. R. Acad. sc. Par. T. CIV u. Arch. zool. expér. Sér. 2. T. VI.* **1887. 1888.**

Pickel, F. W. *The accessory bladders of the Testudinata. Zool. Bull. Vol. II. p. 291—302.*

Pilliet, A. *Structure musculaire de l'utérus des mammifères. Bull. Soc. zool. France Paris.* **1886.**

— *L'origine de l'appareil rénal des vertébrés et la théorie des segments vértébraux. Tribune médicale. Sér. 2. T. XXII.* **1890.**

— *Débri Wolffien surrénal de l'épididyme chez le nouveau-nè. Bull. Soc. anat. Année LXV.* **1894.**

— *et* **Yeau, V.** *Capsule surrénale aberrante du ligament large. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 10. T. IV.* **1897.**

Pina *e* **Bassi.** *Delle aderenze epiteliali della vagina. Riv. clin. Bologna. F. XI.* **1874.**

Piper, H. *Ein menschlicher Embryo von 6,8 mm Nackenlänge. Arch. Anat. u. Entw. p. 95—132.* **1900.**

Plato, J. *Zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII.* **1897.**

Plihal. *Die Drüsenschläuche und die Abschnürung der Graaf'schen Follikel im Eierstock. Arch. mikr. Anat. Bd. V.* **1869.**

Pockels. *Ueber die Brunstzeit der Rehe. Arch. Anat. u. Phys. Jahrg.* **1836.**

Poirier, P. *Pathogénie des kystes de l'épididyme. Contribution à l'anatomie de l'épididyme. Rev. de chir.* **1890.**

Polidor. *Des canaux de Gartner; de leur persistance chez la femme sous forme de conduits à débouché vaginal. Thèse de doctorat méd. Bordeaux* **1901.**

Poll, H. *Die Anlage der Zwischenniere bei den Haifischen. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. p. 138—174.* **1903.**

— *Allgemeines zur Entwickelungsgeschichte der Zwischenniere. Anat. Anz. Bd. XXV. p. 16—25.* **1904.**

— *Die Anlage der Zwischenniere bei der europäischen Sumpfschildkröte (Emys europaea) nebst allgemeinen Bemerkungen über die Stammes- und Entwickelungsgeschichte des Interrenalsystems der Wirbeltiere. Intern. Monatsschr. Anat. Phys. Bd. XXI. p. 195—291.* **1904.**

Pollak, E. *Die Scheidencysten in ihrer Beziehung zum Gartner'schen Gang. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. LII.*

Pomayer, C. 1902, *siehe* **Fleischmann, A. 1902.**

Popoff. *Zur Morphologie und Histologie der Tuben und des Parovariums beim Menschen während des intra- und extrauterinen Lebens bis zur Pubertät. Arch. Gynäk. Bd. XLIV.* **1893.**

Popowsky. *Zur Entwickelungsgeschichte der Dammmuskulatur. Anat. Hefte. H. XXXVIII.* **1899.**

Pouchet. *Sur le développement des organes génito-urinaires. Annal. de gynécol.* **1876.**

Pourteyron. *Étude comparative sur l'anatomie et la pathologie des deux reins. Thèse Paris.* **1872.**

Pozzi. *De la bride musculaire du vestibule chez la femme et de l'origine de l'hymen. Soc. de biol.* **1884.**

— *Lehrbuch der klinischen und operativen Gynäkologie. Deutsch. Ausg. Leipzig* **1892.**

Prenant, A. *Contribution à l'histiogénèse du tube seminif. Intern. Monatsschr. T. VI.* **1889.**

— *Remarques à propos de la constitution de la glande génitale indifférente et de l'histogénèse du tube séminifère. C. R. Soc. biol. Sér. 9. T. II.* **1890.**

v. Preuschen. *Ueber Cystenbildung in der Vagina. Arch. path. Anat. Bd. LXX.* **1877.**

Preyer. *Spezielle Physiologie des Embryos. Leipzig* **1885.**

Price, G. C. *Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellost. Stouti Lockington). Sitz.-Ber. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. München. Bd. XXVI.* **1896***a.*

— *Some points in the development of a Myxinoid (Bdellostoma Stouti Lockington). Verh. Anat. Ges. Berlin.* **1896***b.*

— *Development of the excretory organs of a Myxinoid. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. X. p. 205—226.* **1897.**

— *A further study of the development of the excretory organs in Bdellostoma stouti. Amer. Journn. Anat. Vol. IV. p. 117—138.* **1904.**

Puech. *Des ovaires, de leurs anomalies. Paris* **1873.**
— *Du cloaque génital. Montpellier méd.* **1888.**
Pütz, Hermann. *Ein Fall von Hermaphroditismus verus unilateralis bei einem Schweine. Deutsch. Zeitschr. Tiermed. Bd. XV.* **1889.**
Pugnat, A. *Note sur la régénération expérimentale de l'ovaire. C. R. Soc. biol. Par.* **1900.**
Purslow, C. E. *A case of persistence of the urogenital sinus. British med. Journ.* **1903.**
Putman *and* **Garman.** *On the male and female organs of Sharks and Skates with special reference to the use of the claspers. Proc. Amer. Assoc.* **1874.**
Putnam, F. W. *Notes on the genus Myxine and Bdellostoma. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. XVI. p. 127—135, 156—160.* **1873.**
Pye, W. *Observations on the development and structure of the kidney. Journ. Anat. Phys. Vol. IX.* **1875.**
Quelmalz, S. Th. *De descensu testium serotino. Leipzig* **1746.**
Quincke, H. *Notizen über die Eierstöcke einiger Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XII.* **1863.**
Rabl, C. *Ueber die Bildung des Mesoderms. Verh. Anat. Ges. Würzburg. Anat. Anz. Bd. III. p. 667—673.* **1888.**
— *Theorie des Mesoderms. Teil I. Morph. Jahrb. Bd. XV.* **1892.**
— *Theorie des Mesoderms. Teil II. Ebenda. Bd. XIX.* **1893.**
— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier. Ebenda. Bd. XXIV.* **1896.**
— **H.** *Entwickelung und Struktur der Nebennieren der Vögel. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVIII.* **1891.**
— *Beiträge zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugetiere nebst Bemerkungen über die Bildung von Hyalin und Pigment. Anat. Hefte. I. Abt. H. LVII.* **1898.**
— *Ueber den Bau und die Funktion der Vorniere bei den Larven der urodelen Amphibien. Centralbl. f. Phys. Bd. XVII. p. 710—712.* **1903** *a.*
— *Die Entwickelung des Müller'schen Ganges bei Salamandra maculosa. Verh. Anat. Ges. Heidelberg. p. 135—139.* **1903** *b.*
— *Ueber die Vorniere und die Bildung des Müller'schen Ganges bei Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIV. p. 258—359.* **1904** *a.*
— *Ueber die Entwickelung des Tubentrichters und seine Beziehung zum Bauchfell bei Salamandra maculosa. Ebenda. Bd. LXIV.* **1904** *b.*
Raddatz. *Commentatio critica de testium ex abdomine in scrotum descensu. Berlin* **1817.**
Ransom. *Observations on the ovum of osseous fishes. Philos. Trans. Vol. CLVII.* **1867** *a.*
— *On the ovum of osseous fishes. Philos. Trans. Lond. Pt. II.* **1867** *b.*
— *The structure and growth of the ovarian ovum in Gasterosteus Leiurus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. VII.* **1867** *c.*
Rathke, H. *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Heft I: Entwickelung der Geschlechtsteile bei den Urodelen. Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig. Bd. I.* **1820** *a.*
— *Ueber die weiblichen Geschechtsteile der Lachse und des Sandaales. Merkel's Arch. Bd. VI.* **1820** *b.*
— *Ueber den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Halle* **1824** *a.*
— *Ueber die Geschlechtsteile der Fische. Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig. Bd. I.* **1824** *b.*
— *Resultate der Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtswerkzeuge der Wirbeltiere. Isis.* **1825** *a.*
— *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Entwickelung der Geschlechtsteile der Fische, Amphibien, Vögel u. Säugetiere. Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig.* **1825** *b.*
— *Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwickelung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbeltieren. Ebenda.* **1825** *c.*
— *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Untersuchungen über den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische. Ebenda.* **1825** *d.*
— *Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (Ammocoetes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri). Ebenda.* **1827.**
— *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Tiere. Leipzig. Bd. I.* **1832.** *Bd. II.* **1833.**
— *Ueber die Bildung der Samenleiter, der Fallopischen Trompete und der Gartner'schen Kanäle der Gebärmutter und Scheide der Wiederkäuer. Meckel's Arch. Anat. u. Phys.* **1832.**
— *Entwickelung der Genitalien in Burdach's Physiologie. 2. Aufl. Bd. I u. II. Leipzig* **1835/37.**
— *Zur Anatomie der Fische. Müller's Arch.* **1836.**
— *Entwickelungsgeschichte der Natter.* **1839.**

Rathke, H. *Bemerkungen über den Bau des Amphioxus lanceolat. Königsberg* **1841.**
— *Entwickelung der Schildkröten.* **1848.**
— *Bemerkungen über mehrere Körperteile der Coecilia annulata. Müller's Arch.* **1852.**
— *Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig* **1866.**
Rauther, M. *Ueber den Genitalapparat einiger Nager und Insectivoren, insbesondere die accessorischen Genitaldrüsen derselben. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXVIII. p. 377—472.* **1904.**
— *Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüse einiger Chiropteren. Anat. Anz.* **1903.**
Rautmann, Hugo. *Zur Anatomie und Morphologie der Glandula vestibularis (Bartholini) bei den Säugetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIII.* **1904.**
Raze. *Hymen. Thèse Strassburg.* **1865.**
v. Recklinghausen. *Die Adenomyone und Cystadenome des Uterus und der Tubenwandungen. Berlin* **1896.**
Redeke, H. C. *Onderzoekingen betreffende het urogenitalsysteem der Selachiers en Holocephalen. Diss. inaug. Amsterdam.* **1898.**
Regaud, Claude. *Les vaisseaux lymphatiques du testicule et les faux épithéliums de la surface des tubes séminifères. Thèse Lyon* **1897** *u. C. R. Soc. biolog. Paris. Sér. 10. T. IV.* **1897.**
— *Notes sur la spermatogénèse des mammifères. I. Les bouchons cellulaires occupants la lumière des tubes séminifères. Les ségments de tubes séminifères à épithélium disloqué et caduc. Bibl. anat.* **1899** *a.*
— *Origine, renouvellement et structure des spermatogonies chez le rat. Anat. Anz. Bd. XVI.* **1899** *b.*
— *Les glandes génitales. Traité d'histologie prat. Lyon.* **1899** *c.*
— *Glandules à sécrétion interne juxta-épididymaires chez le lapin. C. R. Soc. biolog. T. LI.* **1899** *d.*
— *Note sur le tissu conjonctif du testicule, chez le rat. 2. Mitt. Ibid. T. LII.* **1900.**
— *Sur l'existence des cellules séminales dans le tissu conjonctif du testicule, et sur la signification de ce fait. Ibid. T. LIV.* **1902.**
— et **Policard.** *Notes histologiques sur l'ovaire des mammifères. C. R. Assoc. anatom.* **1901** *a.*
— — *Étude comparative du testicule de porc normal impubère et ectopique au point de vue des cellules interstitielles. C. R. Soc. biolog. Paris. T. LIII.* **1901** *b.*
— — *Fonction glandulaire de l'épithélium ovarique et de ses diverticules tubuliformes chez la chienne. Ibid. T. LIII.* **1901** *c.*
— — *Recherches sur la structure du rein de quelques ophidiens. Arch. d'anat. micr. T. VI. p. 191—[illegible].* **1903** *a.*
— — *Sur l'existence de diverticules du tube urinipare sans relations avec les corpuscules de Malpighi, chez les serpents, et sur l'indépendance relative des fonctions glomérulaire et glandulaire du rein, en général. C. R. Soc. biolog. Paris. T. LV. p. 1028—1029.* **1903.**
Reger, R. *Ueber die Malp. Knäuel der Nieren und ihre sog. Kapseln. Müller's Arch. Anat. u. Phys.* **1864.**
Regnauld, E. *Sur l'évolution de la prostate chez le chien. C. R. Soc. biolog. Sér. 9. T. III.* **1891.**
— *Étude sur l'évolution de la prostate chez le chien et chez l'homme. Journ. anat. phys. Année XXVIII.* **1892.**
Rehfisch, E. *Neuere Untersuchungen über die Physiologie der Samenblasen. Deutsche med. Wochenschr.* **1896.**
Reichel, P. *Die Entwickelung des Dammes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Mißbildungen.. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XIV.* **1888.**
— *Die Entwickelung der Harnblase und Harnröhre. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg* **1893** *a.*
— *Die Entstehung der Mißbildungen der Harnblase und der Harnröhre. Arch. klin. Chir. Bd. XLVI.* **1893** *b.*
— *Zur Aetiologie der Spaltbildungen der Harnwege. Beitr. z. klin. Chir. Bd. XIV.* **1895.**
Reichert, C. B. *Das Entwickelungsleben im Wirbeltierreich. Berlin* **1840.**
— *Ueber die Müller-Wolff'schen Körper bei Fischembryonen. Arch. Anat. u. Phys.* **1856.**
— *Entwickelung des Meerschweinchens. Abh. Akad. Wiss. Berlin.* **1862.**
Remak, R. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin, Reimer,* **1855.**
Remmert, A. A. *Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Gebärmutter und der Scheide. I. Teil. Med. Sammelschr. kaukas. med. Ges. Tiflis.* **1877.** *(Russisch.)*
Remy, Ch. *Sur l'utricule prostatique et le canal de Müller chez l'homme. Journ. anat. phys. T. XV.* **1879.**

Remy. Saint Loup. *Sur les vésicules séminales et l'utérus mâle des rongeurs. C. R. Soc. biolog. Paris. Sér. 10. T. I.* ***1894.***

Renson, Gér. *De la spermatogénèse chez les mammifères. Arch. biolog. T. III.* ***1882.***

— *Contribution à l'embryologie des organes d'excrétion des oiseaux et des mammifères. Bruxelles, Magolez,* ***1883*** *a.*

— *Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les oiseaux et les mammifères. Arch. mikr. Anat. Bd. XXII.* ***1883*** *b.*

Retterer, Éd. *Contribution à l'étude du cloaque et de la bourse de Fabricius chez les oiseaux. Journ. anat. phys. Année XXI.* ***1885.***

— *Sur le développement du tissu érectile dans les organes copulateurs chez les mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. IV.* ***1887*** *a.*

— *Sur l'origine et l'évolution variable de la charpente qui existe dans le gland des mammifères. Ibid. Sér. 8. T. IV.* ***1887*** *b.*

— *Note sur le développemenl du pénis et du squelette du gland chez certains rongeurs. Ibid. Sér. 8. T. IV.* ***1887*** *c.*

— *Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des mammifères. Journ. anat. phys.* ***1890*** *a.*

— *Note sur le développement de la portion abdominale de la verge des mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 9. T. II. p. 606—608.* ***1890*** *b.*

— *Sur le cloisonnement du cloaque et sur la formation du périnée. Ibid. Sér. 9. T. II. p. 3—7.* ***1890*** *c.*

— *Du développement du fourreau et de la partie libre de la verge des mammifères quadrupèdes. Ibid. Sér. 9. T. II. p. 551—554.* ***1890*** *d.*

— *Du développement de la règion anale des mammifères. Ibid. Sér. 9. T. II.* ***1890*** *e.*

— *Note sur la valeur morphologique du gland des mammifères. Ibid. Vol. mémor.* ***1890*** *f.*

— *Sur quelgues stades de l'évolution du gland des Cétacés. Ibid. Sér. 9. T. II.* ***1890*** *g.*

— *Développement de la double gaîne préputiale du cheval. Ibid. Sér. 9. T. III. p. 116—119.* ***1891*** *a.*

— *Sur le développement comparé du vagin et du vestibule des mammifères. Ibid. Sér. 9. T. III. p. 312—314.* ***1891*** *b.*

— *Sur la morphologie et l'évolution de l'épithélium du vagin des mammifères. Mém. Soc. biol. Sér. 9. T. IV. p. 101—107.* ***1892*** *a.*

— *Mémoire sur le développement du pénis et du clitoris. Journ. anat. phys. T. XXXI.* ***1892*** *b.*

— *Mode de cloisonnement du cloaque chez le cobaye. Bibl. anat. Année I.* ***1893.***

— *Sur le développement et les homologies des organes génito-urinaires externes du cobaye femelle. C. R. Soc. biol. T. LV. p. 1570—1572.* ***1903*** *a.*

— *Des glandes annexées à l'appareil ano-génito-urinaire du cobaye femelle et de leur développement. Ibid. T. LV. p. 1623—1626.* ***1903*** *b.*

— *Du rôle de l'épithélium dans le développement des Organes génito-urinaires externes. C. R. Soc. biol. T. LVIII. p. 1040—1043.* ***1905.***

— *Du développement et de la structure des raphés des organes génito-urinaires. Ibid. T. XXIX. p. 22—25.* ***1905.***

— et **Roger, G. H.** *Anatomie des organes génito-urinaires d'un chien hypospade. Journ. anat. phys. Année XXV.* ***1889.***

Retzius, G. *Die Intercellularbrücken der Eierstockseier und der Follikelzellen, sowie über die Entwickelung der Zona pellucida. Verh. Anat. Ges. Basel.* ***1894.***

Reuter, J. *Ein Beitrag zur Lehre vom Hermaphroditismus. Med. Diss. Würzburg* ***1885.*** *Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XIX.* ***1886.***

Reverdin, A. *Absence congénital presque complète des organes génitaux chez un homme de 31 ans. Soc. chirurg. Paris.* ***1905.***

Ribbert, H. *Ueber die Entwickelung der Glomeruli. Arch. mikr. Anat. Bd. XVII.* ***1880.***

— *Ueber die Entwickelung der bleibenden Niere und über die Entstehung der Cystennieren. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte. 71. Vers. München 1899. Erschienen* ***1900.***

— *Zur Regeneration der Leber und Niere. Arch. Entwick.-Mech. Bd. XVIII. p. 267—288.* ***1903.***

Richard, Gustave. *Anatomie des trompes de l'utérus chez la femme. Thèse Paris.* ***1851.***

Richmond, V. S. *Fibrous body attached to the hydatid of Morgagni. Journ. Anat. Phys. Vol. XVII.* ***1883.***

Richon, L. et **Jeandelize, P.** *Influence de la castration et de la résection du canal déférent sur le développement des organes génitaux externes chez le jeune lapin. Rôle des cellules interstitielles du testicule. Hypothèse sur la pathogénèse de l'infantilisme. C. R. Soc. biolog. Paris. T. LV.* ***1904.***

Riede. *Untersuchungen zur Entwickelung der bleibenden Niere. Inaug.-Diss. München* ***1887.***

Riedel. *Entwickelung der Säugetierniere. Unters. anat. Inst. Rostock.* ***1874.***

Rieder, C. *Ueber die Gartner'schen (Wolff'schen) Kanäle beim menschlichen Weibe. Arch. pathol. Anat. Bd. XCVI.* ***1884.***

Rieländer, A. *Das Paroophoron (vergl.-anat. und pathol.-anat. Studie). Habilitationsschrift. Marburg* **1904.**

Rietschi, D. *Notice of a mode by which a conjecture may be formed as to the sex of the chick in ovo. Edinb. Philos. Journ. Vol. XI.* **1824.**

Rindfleisch, E. *Eine Vergrößerung des Caput gallinaginis als Ursache kongenitaler Ischurie und Hydronephrose. Arch. path. Anat. Bd. LXXXI.* **1880.**

Robin, Ch. *Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. sc. nat. Sér. 7. T. XII.* **1882.**

— *et* **Cadiat.** *Sur la structure intime de la muqueuse et des glandes uréthrales de l'homme et de la femme. Journ. anat. phys. Année X.* **1874.**

— — *Sur la structure de l'utérus prostatique. Ibid. Année XI.* **1875.**

Robinson, A. *The position and peritoneal relations of the mammalian ovary. Journ. Anat. Phys. Vol. XXI.* **1887.**

— *On the development of the lower ends of the Wolffian duct and ureters and the adjacent parts of the cloaca. Journ. Anat. Phys. London. Vol. XXXVII. p. 63—65.*

— **F. B.** *Origin and development of the genito-urinary organs in woman. Soc. Amer. med. Assoc. Chicago. Vol. V. p. [illegible].*

— *On the development of the lower ends of the Wolffian duct and ureters and the adjacent parts of the cloaca. Journ. Anat. Phys. Vol. XXXVII. p. 63—65.* **1903.**

Röder, O. *Ueber die Gartner'schen Gänge beim Rinde. Arch. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. XXIV. p. 135—141.* **1898.**

Roederer. *De fetu perfecto. Argentor.* **1750.**

Roesger, P. *Zur fötalen Entwickelung des menschlichen Uterus, insbesondere seiner Muskulatur. Festschr. 50-jähr. Jubil. Ges. Geburtsh. u. Gynäk. Berlin.* **1894.**

Rokitansky. *Ueber die sogenannten Verdoppelungen des Uterus. Med. Jahrb. Oesterr. Staates. Bd. XXVI.* **1838.**

— *Handbuch der patholog. Anatomie. 2. Abdr. Bd. III.* **1842.**

— *Ueber accessorische Tubarostien und über Tubaranhänge. Allg. Wiener med. Ztg.* **1859.**

— *Ueber Atresie des Uterus und der Vagina bei Duplicität derselben. Zeitschr. Ges. Aerzte Wien.* **1859.**

Rolph, W. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceol. Morph. Jbr. Bd. II. p. 87—164.* **1876.**

Romiti, W. *Die Bildung des Wolff'schen Ganges beim Hühnchen. Centralbl. med. Wiss.* **1873.**

— *Ueber den Bau und die Entwickelung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Arch. mikr. Anat. Bd. X. p. 200—207.* **1874.**

— **G.** *Struttura e sviluppo dell' ovario. Riv. clin. Bologna.* **1873.**

— *Nuove osservazioni sulla struttura dell' ovaia umana. Il revestimento epiteliale ed il suo significato. Atti Soc. Toscana sc. nat.* **1858.**

— *Sulla struttura del condotto deferente umano. Ibid. Vol. X.* **1896.**

Róna, P. *Die Genese der paraurethralen Gänge mit bes. Rücksicht auf die gonorrhoische Erkrankung derselben. Arch. Dermatol. Syphil. Bd. XXXIX. p. 27—50.* **1897.**

Roose. *De vesicae urinariae prolapsu. Göttingen* **1793.**

Rosculitz, V. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Genitalhöckers beim Menschen und beim Schwein. Diss. Berlin* **1890.**

Rosenberg, A. *Untersuchung über die Entwickelung der Teleostierniere. Inaug.-Diss. Dorpat* **1867.**

Rosenmüller. *Quaedam de ovariis embryonum foetuum humanorum. Lipsiae* **1802.**

— **J. C.** *Ueber die Analogie der männlichen und weiblichen Geschlechtsteile. Abh. Phys.-med. Ges. Erlangen. Bd. I.* **1810.**

Rosenstein, P. *Ein Beitrag zur Kenntnis überzähliger Ovarien. Inaug.-Diss. Königsberg* **1898.**

Rosner, A. u. **Godlewski, E.** *Entwickelung der Geschlechtsorgane in Hoyer, H. sen., Handbuch der Histologie des Menschen. p. 305—310. Warschau* **1901.**

Rossa. *Ueber accessorisches Nebennierengewebe im Ligamentum latum und seine Beziehungen zu den Cysten und Tumoren des Ligaments. Arch. Gynäk. Bd. LVI.* **1898.**

Roth, M. *Die ungestielte oder Morgagni'sche Hydatide. Arch. Anat. u. Entw. Bd. II.* **1876***a.*

— *Ueber Entstehung der Spermatocele. Arch. path. Anat. Bd. LXVIII.* **1879***b.*

— *Das Vas aberrans der Morgagni'schen Hydatide. Virch. Arch. pathol. Anat. Bd. LXXXI.* **1880.**

— *Ueber einige Vornierenreste beim Menschen. Basler Festschr. zum Jubiläum der Univ. Würzburg.* **1882.**

Roud, A. *Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. Bull. Soc. vaud. sc. nat. T. XXXVIII. p. 187—258.* **1903.**

Rouget, Ch. *Recherches sur le type des organes génitaux et de leurs appareils musculaires. Paris* **1855.**

— *Recherches sur les organes érectiles de la femme. Journ. phys. T. I.* **1858.**

Rouget, Ch. *Recherches sur le développement des oeufs et de l'ovaire chez les mammifères après la naissance. C. R. Acad. sc. Paris. T. LXXXVIII.* **1879** *a.*
— *Évolution comparée des glandes génitales mâles et femelles chez les embryons des mammifères. Ibid. T. LXXXVIII; Les Mondes. T. XLVIII.* **1879** *b.*
Rubeli. *Zur Lage der linken Niere bei Rindsföten. 81. Verh. Schweiz. naturf. Ges.* **1898.**
Rückert, J. *Ueber die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. Anat. u. Entw. p. 205—278.* **1888.**
— *Zur Entwickelung des Exkretionssystems der Selachier. Eine Erwiderung an Herrn van Wijhe. Zool. Anz. Bd. XII. p. 15—22.* **1889** *a.*
— *Entstehung des Vornierensystems. Ges. Morph. u. Phys. München. Münchn. med. Wochenschr. Bd. XXXVI.* **1889** *b.*
— *Die Entwickelung der Exkretionsorgane. Anat. Hefte II. Ergebn. 1891. p. 606—695.* **1892.**
— *u.* **Mollier, S.** *Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Triton, Rana und Bufo. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München. Bd. V. p. 47—48.* **1889.**
Rüdinger, N. *Zur Anatomie der Prostata, des Uterus masculinus und der Ductus ejaculatorii. Festschr. ärztl. Ver. München.* **1883.**
Ruge, C. *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der weiblichen Sexualorgane und des Beckens. Jahresber. Fortschr. Geburtsh. u. Gynäk. Jhrg. VI.* **1892.**
— **G.** *Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XV.* **1889.**
Ruppolt, E. *Zur Kenntnis überzähliger Eierstöcke. Arch. Gynäk. Bd. XLVII.* **1894.**
Russel, W. *Aberrant portions of the Müllerian duct found in an ovary. Bull. J. Hopkins Hosp. Vol. X.* **1899.**
Ryder, J. A. *A contribution to the embryography of osseous fishes with special reference to the development of the Cod. Rep. U. S. Fish. Comm.* **1882.**
— *On the development of viviparous osseous fishes. Proc. of the United Stat. Nat. Museum. Vol. VIII.* **1885.**
— *Note au résumé du travail de Haddon. Amer. Natural. Vol. XXI. p. 587—590.* **1887.**
Sabatier. *Sur les cellules des follicules de l'oeuf et sur la nature de la sexualité. C. R. Acad. sc. Paris. T. XCII.* **1883.**
Sachs, Hugo. *Untersuchungen über den Processus vaginalis peritonei als prädisponierendes Moment für die äußere Leistenhernie. Arch. klin. Chirurgie.* **1887.**
Sack, A. *Ueber die Verbindung der Crura penis mit dem Becken bei Beuteltieren. Zool. Anz.* **1886.**
Sänger. *Ovarium succenturiatum bei einem 5-jähr. verstorbenen Mädchen. Centralbl. Gynäk.* **1883.**
Sagemehl, M. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Morph. Jahrb. Bd. X.* **1885.**
Saimont. *Démonstration relative à l'intervention du rein primordial au cours du développement de l'ébauche sexuelle chez le chat. C. R. Ass. anat. 5. Sess.* **1903.**
Salén. *Ein Fall von Hermaphroditismus verus unilateralis. Verh. Pathol. Ges.* **1899.**
Salensky, V. *Entwickelungsgeschichte des Sterlets (Acip. ruth.). Mem. Soc. natur. imp. Univ. Kasan. Vol. VIII. p. 1—545.* **1878,** *erschienen* **1880.** *(Russisch.)*
— *Recherches sur le développement du Sterlet. Arch. biol. T. II. p. 233—341.* **1881.**
Salzmann, Joh., *und* **Hirschel.** *De praecipuis inter fetum et adultum afferentiis. Argent.* **1729.**
Sampson, L. V. *A contribution to the embryology of Hylodes Martinicensis. Am. Journ. Anat. Vol. III.* **1904.**
Sandifort, E. *Anatomische Schriften von G. Azzognidi, J. B. Paletta und J. Brugnoni. Deutsch von Tabor. Heidelberg* **1791.**
Sarra, G. *Doppia uretra peniena: contributo alla genesi dell' epispadia. Arch. internaz. med. e chir. Anno XVIII. p. 101—105.* **1902.**
Scarpa *(u.* **Seiler***).* *Neue Abhandlungen über Schenkel- und Mittelfleischbrüche. Nach der 2. Aufl. bearb., mit einer Anleitung zur Zergliederung der Leistengegend und einer Erläuterung der Entwickelungsgeschichte der Hoden vermehrt von Dr. B. Seiler. Leipzig* **1822. 1830.**
Schäfer, E. A. *On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit etc. Proc. of the Royal Soc.* **1880.**
Schäffer, O. *Bildungsanomalien weiblicher Geschlechtsorgane aus dem fötalen Lebensalter mit besonderer Berücksichtigung der Entwickelung des Hymen. Med. Diss. Berlin.* **1890** *u. Arch. Gynäk. Bd. XXXVII.*
Schaffer, Josef. *Bemerkungen über die Epithelverhältnisse im menschlichen Nebenhoden. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XIII.* **1896.**
Scharff, R. *On the intra-ovarian egg of some osseous fishes. Quart. Journ. micr. Sc.* **1887.**
Schauta. *Vollkommene Kloakenbildung bei gleichzeitiger regelmäßiger Ausmündung des Darmes und der Harnröhre. Arch. Gynäk. Bd. XXXIX.* **1891.**

Schenk. *Beiträge zur Lehre von den Organen im motorischen Keimblatt. Sitz.-Ber. Wien. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. LVII.* **1868.**
Schenkl, G. *Die fötale Riesenniere und ihre Beziehungen zur Entwickelungsgeschichte der Niere. Virch. Arch. pathol. Anat. Bd. CLXXIII.* **1903.**
Schepens, O. *A propos de prostates. Verh. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin.* **1901.**
Schiff. *Das Ligamentum uteri rotundum. Oesterr. med. Jahrb.* **1872.**
Schlachta, J. *Prostata und Mamma des Neugeborenen. Arch. mikr. Anat. Bd. LXIV.* **1904.**
Schmid, A. H. *Onderzoekingen betreffende het ovarium der Selachii. Leiden* **1898.**
Schmidt, V. *Studien über die Ovogenese. 1. Die Wachstumsperiode der Eier von Proteus anguineus. Anat. Hefte. H. LXXXI. p. 1—69.* **1905.**
Schmiegelow, E. *Studier over Testis og Epididymis Udviklingshist. Inaug.-Diss. Kopenhagen* **1881.**
— *Studien über die Entwickelung des Hodens und Nebenhodens. Arch. Anat. u. Entw. p. 157—168.* **1882.**
Schmorl, G. *Ein Fall von Hermaphroditismus. Arch. pathol. Anat. Bd. CXIII.* **1888.**
Schneidemühl, G. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den histologischen Bau der Cowper'schen Drüsen. Deutsch. Zeitschr. Tiermed. Bd. VI.* **1888.**
Schneider, A. *Ueber die Müller'schen Gänge der Urodelen und Anuren. Centralbl. med. Wiss.* **1876.**
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* **1879.**
— **G.** *Ueber die Entwickelung der Genitalkanäle bei Cobitis taenia und Phoxinus laevis. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg. T. II.* **1895.**
— *Ueber die Entwickelung des Geschlechtssystems bei Knochenfischen. St. Petersburg* **1896.** *(Russisch.)*
— *Ueber die Niere und die Abdominalporen von Squatina angelus. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 393—401.* **1897.**
— **K. C.** *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena* **1902.**
Schnell, Ferd. *Bindegewebszellen des Ovariums in der Gravidität. Zeitschr. Geburtsheilk. und Gynäk. Bd. XL.* **1899.**
Schönfeld, H. *La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. biol. T. XIX.* **1901.**
Schoof. *Zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Saurier. Arch. Naturg.* **1888** *(auch Inaug.-Diss. Rostock).*
Schorf. *Beiträge zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Saurier. Zool. Anz. Bd. XI, auch Arch. Naturg. Bd. LIV.* **1888.**
Schottländer, J. *Beitrag zur Kenntnis der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen über die unveränderten Follikel in dem Eierstock der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII.* **1891.**
— *Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch und Säugetier. Ebenda. Bd. XLI.* **1893.**
Schreiner, K. E. *Om udviklingen of amnioternes blivende nyre og dennes forhold til urnyren. Norsk. Mag. for Lägevid.* **1902***a.*
— *Ueber die Entwickelung der Amniotenniere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXI. p. 1—188.* **1902***b.*
— *Erwiderung an Herrn K. Groschuff. Anat. Anz. Bd. XXII. p. 31—32.* **1903.**
— *Ueber das Generationsorgan von Myxine glutinosa. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. p. 91—104, 121—129, 162—173.* **1904.**
— **A., u. Schreiner, E.** *Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. biolog. T. XXI.* **1905.**
Schrön. *Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie des Eierstockes der Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XII.* **1863.**
Schüller, M. *Ein Beitrag zur Anatomie der weiblichen Harnröhre. Arch. pathol. Anat. Bd. XCIV.* **1883.**
Schulin, K. *Zur Morphologie des Ovariums. Arch. mikr. Anat. Bd. XIX.* **1881.**
Schulz, A. *Segmentalorgane bei Rochen. Med. Centralbl.* **1874***a.*
— *Phylogenie der Wirbeltiere. Centralbl. med. Wiss.* **1874***b.*
— *Zur Entwickelung des Selachiereies. Arch. mikr. Anat. Bd. XI. p. 569—582.* **1875.**
Schultze, M. *Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Gekr. Preisschr. Haarlem* **1856.**
— **O.** *Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsal. von Rana fusca. Zeitschr. wiss. Zool. p. 325—352.* **1888.**
Schwarztrauber, J., *siehe* **Fleischmann, A.**
Schweigger-Seidel. *Die Nieren des Menschen und der Säugetiere in ihrem feineren Bau. Halle* **1865.**
— *Anatomische Mitteilungen: Zur Entwickelung des Präputiums. Arch. pathol. Anat.* **1866.**
— *Ein Beitrag zur Lehre von den Malpighi'schen Körperchen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LIV.* **1869.**

Scott, W. B. *Vorläufige Mitteilung über die Entwickelungsgeschichte des Petromyzon. Zool. Anz.* **1880.**
— *Beiträge zur Entwickelung der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.* **1881.**
— *Notes on the development of Petromyzon. Journ. of Morph. Vol. V. p. 252—310.* **1889.**
Scott and **Osborn.** *On some points of the early development of the Common Newt. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIX.* **1879.**
Sébileau, Pierre. *Les bourses, le crémaster, la vaginale, la déscente du testicule. Gaz. méd. Paris. Année. LXVII.* **1896.**
Secheyron. *Des abouchements abnormaux de l'urèthre à la vulve. Gaz. des hôpit.* **1887.**
Sedgwick, A. *Development of the kidney in relation to the Wolffian body in the chick. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XX. p. 62—83.* **1880** *a.*
— *On the development of the structure known as the glomerul. of the head-kidney in the chick. Ibid. Vol. XX. p. 372—374.* **1880** *b.*
— *On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the vertebrata. Ibid. Vol. XXI. p. 432—468.* **1881.**
Seiler, B. W. *Observationes nonnullae de testiculorum ex abdomine in scrotum descensu, et partium genitalium anomaliis. Leipzig* **1817.**
Selenka, E. *Der embryonale Exkretionsapparat des kiemenlosen Hylodes martinicensis. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Berlin. p. 117—124.* **1882.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft 4. Wiesbaden* **1887.**
Semon, R. *Die indifferente Anlage der Keimdrüse beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXI. N. F. XIII.* **1887.**
— *Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. Bd. V. p. 455—482.* **1890.**
— *Notizen über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morph. Jahrb. Bd. XVII.* **1891** *a.*
— *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XIX.* **1891** *b.*
— *Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. III. Leipzig, Engelmann,* **1896.**
— *Das Exkretionssystem der Myxinoiden. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 127—137.* **1897** *a.*
— *Vorniere und Urniere. Ebenda. Bd. XIII. p. 260—264.* **1897** *b.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalsystems der Dipnoer. Zool. Anz. Bd. XXIV. p. 131—135.* **1901** *a.*
— *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Jena, G. Fischer,* **1901** *b.*
Semper, C. *Das Urogenitalsystem der höheren Wirbeltiere. Centralbl. med. Wiss.* **1874** *a.*
— *Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. II.* **1874** *b.*
— *Bildung und Wachstum der Keimdrüsen bei den Plagiostomen. Centralbl. med. Wiss.* **1875** *a.*
— *Kurze Bemerkungen über die Entstehungsweise der Wolff'schen und Müller'schen Gänge. Centralbl. med. Wiss* **1875** *b.*
— *Segmentalorgane bei ausgew. Haien. Ebenda.* **1875** *c.*
— *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. II. p. 195—509.* **1875** *d.*
— *Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbeltiere? Morph. Jahrb. Bd. IV. p. 322—327.* **1878.**
— *Zur Wahrung meines prinzipiellen Standpunktes.* **1879** *a.*
— *Herr Prof. Fürbringer als Philosoph. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. V.* **1879** *b.*
Seng, V. *Ein Beitrag zur Lehre von den Malpighi'schen Körperchen der menschlichen Niere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXIV.* **1871.**
Sernoff, D. *Entwickelung der Samenkanälchen des Hodens. Moskauer med. Bote.* **1874** *a. (Russ.)*
— *Zur Frage über die Entwickelung der Samenröhrchen und der Müller'schen Gänge. Centralbl. med. Wiss.* **1874** *b.*
Shattock, Samuel G. *A specimen of incomplete „transverse Hermaphroditisme" in female with a note on the male Hymen. Pathol. Trans.* **1890.**
Shipley, E. *On some points in the development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVII. p. 325—370.* **1887.**
Siegenbeek van Heukelom. *Ueber den tubulösen und den glandulären Hermaphroditismus beim Menschen. Beitr. pathol. Anat. Bd. XXIII.* **1898.**
Siermerling, E. *Beiträge zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss. Marburg.* **1882.**
Simpson. *Artikel Hermaphroditism in Todd's Cyclopedia Vol. II.* **1849—1852.**

de Sinéty. *Sur quelques points de l'anatomie de l'ovaire et de l'utérus chez les nouveaux-nés. Assoc. franç. p. l'avanc. des sciences.* **1875** *a.*
— *Sur le développement des follicules de de Graaf dans l'ovaire des enfants nouveaux-nés. Gaz. méd. Paris, C. R. Soc. biolog. Paris, Ann. gynéc. T. IV.* **1875** *b.*
— *Recherches sur l'ovaire du foetus et de l'infant nouveau-né. Arch de physiol. Sér. 2. T. II.* **1875** *c.*
— *Sur l'épithélium de l'utérus. C. R. Soc. biolog. Paris. Gaz. méd. Paris.* **1875** *d.*
— *Sur un cas d'ovaire supernuméraire chez un enfant nouveau-né. Ibid.* **1875** *e.*
— *De l'ovaire pendant la grossesse. C. R. Acad. sc. Par.* **1877.**
Skene. *The anatomy and pathology of two important glands of the female urethra. Americ. Journ. Obstet.* **1880.**
Skrobansky, K. *Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. p. 607—668.* **1903.**
Slaviansky, C. *Zur normalen und pathologischen Histologie des Graaf'schen Bläschens des Menschen. Arch. pathol. Anat. Bd. LI.* **1870** *a.*
— *Filaments glandulaires rencontrés dans l'ovaire d'une femme adulte. Bull. Soc. anat. Paris* **1873** *b.*
— *Recherches sur la régression des follicules de Graaf chez la femme. Arch. de physiol. Paris* **1874.**
Smith. *A case of hermaphrodit. in the common frog (Rana temp.). Journ. Anat. Phys. Vol. XXIV.* **1890.**
Sobotta, J. *Ueber den Bau und die Entwickelung des Uterus, insbes. beim Menschen und Affen. Diss. med. Berlin.* **1891** *a.*
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Uterusmuskulatur. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. p. 52—100.* **1891** *b.*
— *Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. Verh. Anat. Ges. Straßburg.* **1894** *a.*
— *Die Entwickelung der Vorniere der Salmoniden. Anat. Anz. Bd. X.* **1894** *b.*
Solger, B. *Harnapparat und Nebenniere, im Klin. Handbuch der Harn- und Sexualorgane v. W. Zülzer. Leipzig.*
— *Beiträge zur Kenntnis der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbeltiere. Abh. Naturf. Ges. Halle. Bd. XV.* **1882.**
— *Ueber die Ungleichheit der Hoden beider Körperhälften bei einigen Vögeln. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVI.* **1886.**
— *Zur Kenntnis der spindelförmigen Erweiterung des menschlichen Harnleiters. Anat. Anz. Bd. XII. p. 347—352.* **1896.**
Soulié, A. *Recherches sur la migration des testicules dans les principaux groupes des mammifères. Thèse méd. Toulouse,* **1895** *a.*
— *Sur la migration des testicules. C. R. Soc. biolog. Paris. T. XLVII. (Sér. 10. T. II).* **1895** *b.*
— *Sur le mécanisme de la migration des testicules. Ibid.* **1895** *c.*
— *Sur la structure du ligament rond de l'utérus et sur la migration des ovaires chez la femme. Ibid.* **1895** *d.*
— *Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les vertébrés supérieurs. Journ. anat. phys. Année XXXIX. p. 197—293, 390—425, 492—533, 634—664.* **1903** *e.*
Spangario, Saverio. *Ueber die histologischen Veränderungen des Hodens, Nebenhodens und Samenleiters von der Geburt bis zum Greisenalter mit besonderer Berücksichtigung der Hodenatrophie des elastischen Gewebes und des Vorkommens von Kristallen im Hoden. Anat. Hefte. Bd. XVIII.* **1902.**
Spee, F. Graf. *Ueber direkte Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Menschen. Arch. Anat. u. Entw. p. 89—102.* **1884.**
— *Ueber weitere Befunde zur Entwickelung der Urniere. Mitt. Verh. schlesw.-holst. Aerzte. Heft II.* **1886.**
Spengel, J. W. *Wimpertrichter in der Amphibienniere. Centralbl. med. Wiss.* **1875** *a.*
— *Die Segmentalorgane der Amphibien. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. X.* **1875** *b.*
— *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. III. p. 1—114.* **1876.**
— *Zwitterbildung bei Amphibien. Biol. Centralbl. Bd. IV.* **1884.**
— *Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. IV. p. 257—296.* **1890.**
— *Die Exkretionsorgane von Myxine. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 49—60.* **1897** *a.*
— *Semon's Schilderung des Mesonephros von Myxine. Ebenda. Bd. XIII. p. 211—216.* **1897** *b.*
Spiegelberg. *Die Entwickelung der Eierstocksfollikel und der Eier der Säugetiere. Göttinger Nachrichten.* **1860.**
— *Drüsenschläusche im fötalen menschlichen Eierstock. Arch. pathol. Anat. Bd. XXX.* **1864.**
— *Ueber die Bildung und Bedeutung des gelben Körpers im Eierstock. Monatsschr. Geburtsk. Bd. XXVI.* **1865.**

Spoof, A. A. *Beiträge zur Embryologie und vergleichenden Anatomie der Kloake und der Urogenitalorgane bei höheren Wirbeltieren. Habilitationsschr. Helsingfors.* **1883.**
Saint Ange, M. *Étude sur l'appareil réprod. dans les 5 classes d'animaux vertébrés. Mém. prés. à l'Acad. sc. T. XIV.* **1856.**
Stannius. *Zootomie der Wirbeltiere.* **1854.**
Steglehner. *Reil u. Autenrieth's Arch. Phys. Bd. XVII.* **1817.**
Stein, S. Th. *Die Harn- und Blutwege der Säugetierniere. Würzb. med. Zeitschr. Bd. V.*
Steinlin. *Ueber Entwickelung der Graaf'schen Follikel und Eier der Säugetiere. Mitt. Zürch. Naturf. Ges.* **1847** *(vergl. auch Reichert's Jahresber. in J. Müller's Arch.* **1848.**
Stéphan, P. *Remarques sur la constitution de la vésicule germinative des Téléostéens. Assoc. franç. pour l'avanc. des sc. C. R. de la 30. sess. Ajaccio. p. 145—146.* **1901***a.*
— *De l'hermaphroditisme chez les vertébrés. Ann. Fac. sc. Marseille. T. XI—XII.* **1901***b.*
— *Remarque sur les formes tératologiques des cellules séminales. C. R. Soc. biolog. Par. T. LIV.* **1902***a.*
— *Sur les homologues de la cellule interstitielle du testicule. Ibid. T. LIV.* **1902***b.*
— *A propos de quelques effets produits par l'hybridation sur le structure des organes génitaux. C. R. Assoc. franç. pour l'avanc. des sc. Grenoble* **1904.** *p. 822—825. Paris* **1905.**
Steward, F. H. *On the nephridium of Nephthys coeca Fabr. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. V. p. 161—164.* **1900.**
Stieda, L. *Studien über Amphioxus lanceolat. Mém. Acad. Pétersbourg. T. XIX.* **1873.**
— *Ueber den Bau des Menschenhodens. Arch. mikr. Anat. Bd. XV.* **1877.**
Stilling, H. *Ueber die Cowper'schen Drüsen. Arch. path. Anat. Bd. C.* **1885.**
Stirling, E. C. *On some points in the anatomy of the female organs of the Kangaroo. Proc. Zool. Soc. London. Pt. IV.* **1890.**
Storch, C. *Untersuchungen über den feineren Bau des Uterus der Haustiere. Oesterr. Zeitschr. wiss. Tierheilk. Bd. IX. p. 231—287.* **1892.**
Stoerk, O. *Beitrag zur Kenntnis des Aufbaues der menschlichen Niere. Anat. Hefte. H. LXXII.* **1904.**
Strahl, H. *Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. Anat. Phys., a. A.* **1882/83.**
— *Ueber den Wolff'schen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Marburg. p. 46—47.* **1886***a.*
— *Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryos. Arch. Anat. u. Entw.* **1886***b.*
— *Entwickelungsgeschichte und Mißbildungen der Niere. Deutsche Chir.* **1896.**
— *u.* **Martin, E.** *Anlage des Wolff'schen Ganges beim Kaninchen. Sitz.-Ber. Naturf. Ges. Marburg.* **1886.**
Stratz, C. H. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Säugetierovarium. Zeitschr. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. XXXVIII.* **1898***a.*
— *Der geschlechtsreife Säugetiereierstock. Preisschr. Haag.* **1898***b.*
Stricker, J. *Entwickelungsgeschichte von Bufo cinereus bis zum Erscheinen der äußeren Kiemen. Sitz.-Ber. math.-naturw. Kl. Akad. Wien. p. 478.* **1860.**
Strobel, C. *Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Vagina, Urethra und Vulva. Med. Diss. Würzburg.* **1893.**
Stuhlmann, F. *Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter. Abh. a. d. Geb. d. Naturwiss. Bd. X.* **1887.**
Stutzmann, Jul. *Die accessorischen Geschlechtsdrüsen von Mus decumanus und ihre Entwickelung. Zeitschr. Naturw. Halle. Bd. LXXI. p. 257—294.* **1899.**
Svethin, Wilh. *Einige Bemerkungen zur Anatomie der Prostata. Sitz.-Ber. Akad. Wien. Bd. LII. Abt. I.* **1870.**
Swaen, A., *et* **Brachet, A.** *Sur les premières phases du développement des dérivés mésoblastiques chez les Téléostéens. C. R. Associat. d. anat.* **1899***a.*
— — *Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Part. I. Arch. biol. T. XVI.* **1899***b.*
— — *Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons Téléostéens. Part. II. Arch. biol. T. XVIII. p. 73—190.* **1901.**
Swammerdam, Joh. *Prodromus de partibus genitalibus. Leiden* **1668.**
v. Swiecicki, H. *Zur Entwickelung der Bartholini'schen Drüsen. Gerlach's Beitr. z. Morphol. u. Morphog. Bd. I.* **1884.**
Switalski, L. *Ueber das Verhalten der Urnierenreste bei weiblichen Embryonen und Kindern. Abh. Akad. Wiss. Wiss. Krakau. p. 237—260.* **1898** *(polnisch), deutsch in Bull. internat. Acad. sc. Cracovie.*
Symington, J. *The topographical anatomy of the child. Edinbourgh* **1887.**
Syrski. *Ueber die Reproduktionsorgane des Aales. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXIX. Abt. I.* **1874.**
Szakall, J. *Ueber den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile. Inaug.-Diss. Gießen.* **1899.**

Taalmann Kip, van Erp. *De Ontwikkeling der Müller'sche Gang bij Zoogdieren. Proefschrift. Leiden* **1893.**
Takahasi. *Beiträge zur Kenntnis der Lage der fötalen und kindlichen Harnblase. Arch. Anat. Phys., a. A.* **1888.**
Tandler, J. *Ueber Vornierenrudimente beim menschlichen Embryo. Centralbl. Physiol. Bd. XVIII. p. 582—583.* **1904.**
— *Ueber Vornierenrudimente beim menschlichen Embryo. Anat. Hefte. H. LXXXIV. p. 255—283.* **1905.**
Tandler, J., u. Dömény, Paul. *Zur Histologie des äußeren Genitals. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV.* **1899.**
Targett, J. H. *Accessory adrenal bodies in the broad ligaments. Obstet. Transact. London. Vol. XXXIX. p. 157—166.* **1898.**
Taruffi, C. *Sui canali anomali del pene. Nota critica. Bull. sc. med. Bologna.* **1891.**
— *Hermaphroditismus und Zeugungsfähigkeit. Eine systemat. Darstellung der Mißbildungen der menschl. Geschlechtsorgane. Deutsche Ausgabe, R. Teuscher. p. 1—417. Berlin, Barsdorf.* **1903.**
Testut. *Traité d'anatomie humaine. Paris. T. III.* **1895.**
Thayssen, A. *Die Entwickelung der Nieren. Vorl. Mitt. Centralbl. med. Wiss.* **1873.**
Theile. *Anatomische Untersuchung eines Hypospadiacus. Müller's Arch. Anat. u. Phys.* **1847.**
Thiersch. *Bildungsfehler der Harn- und Geschlechtswerkzeuge eines Mannes. Ill. med. Zeitschr. Bd. II.* **1852.**
Thomson, Arthur. *Recent researches in oogenesis. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVI.* **1883.**
Thumim, Leopold. *Ueberzählige Eierstöcke. Arch. Gynäk. Bd. LVI.* **1898.**
— *Ueber die adenomatöse Hyperplasie am cervikalen Drüsenanhang des Gartner'schen Ganges. Arch. Gynäk. Bd. LXI.* **1900.**
— *Pathogenese, Symptomatologie und Diagnose der Mündungsanomalien einfacher und überzähliger Ureteren beim Weibe. Berl. klin. Wochenschr. Bd. XLII. p. 905—911.* **1905.**
Tiedemann. *Anatomie kopfloser Mißgeburten. Landshut* **1813.**
Tichomiroff, A. *Ueber Hermaphroditismus bei Vögeln (russ.). Ber. d. Mosk. Akad.* **1890.**
Tigri. *Ueber das Gubernaculum testis. Riv. sc. Acad. Fisiocr. Vol. CXXII.* **1872/73.**
Timm, R. *Beobachtungen über Phreoryctis Menkeanus Hoff. u. Nais, ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Unterfrankens. Arb. zool.-zootom. Inst. Würzburg. Bd. VI. p. 109—159.* **1883.**
Toepper. *Untersuchungen über das Nierenbecken der Säugetiere mit Hilfe der Korrosionsanatomie. Inaug.-Diss. Basel. Berlin* **1896.**
Toldt, C. *Untersuchungen über das Wachstum der Nieren des Menschen und der Säugetiere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Abt. III. Bd. LXIX.* **1874.**
— *Die Anhangsgebilde des menschlichen Hodens und Nebenhodens. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Abt. III. Math.-naturw. Kl.* **1891.**
— *Ueber die Vasa aberrantia des Nebenhodens und über die Paradidymis. Verh. anat. Ges. VI. Vers.* **1892.**
Tourneux, F. *Des cellules interstitielles du testicule. Journ. anat. phys. T. XV.* **1879.**
— *Des restes du corps de Wolff chez l'adulte (Mammifères). Bull. sc. départ. du Nord. Année V.* **1882.**
— *Sur le développement de la verge et spécialment du gland, du prépuce et de la portion balanique du canal de l'urèthre chez l'homme. C. R. Soc. biolog. Paris. Sér. 8 T. IV.* **1887** *a.*
— *Note sur le développement du vagin mâle chez le foetus humain. C. R. hebdom. Soc. biol. Sér. 8. T. IV.* **1887** *b.*
— *Sur les premiers développements du tubercule gén. etc. chez le mouton. C. R. Soc. biol. Sér. 8. T. V.* **1888** *a.*
— *L'organ de Rosenmüller et le parovarium chez les mammifères. Journ. anat. Vol. XXIII.* **1888** *b.*
— *Sur la structure des gl. uréthrales chez la femme et sur les premiers développements des glandes prostatiques chez l'homme. C. R. Soc. biol. Sér. 8. T. V. p. 81—84.* **1888** *c.*
— *Du tubercule génital et l'anus. Journ. anat. phys.* **1888** *d.*
— *Sur la partic. des canaux de Wolff à la constitution de l'extrém. postér. du vagin chez le foetus de cheval. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. V.* **1888** *e.*
— *Sur le développement du vagin mâle (utricule prostatique) chez le foetus humain. Rev. biolog. du Nord France T. I.* **1888/89.**
— *Sur le développement et l'évolution du tubercule génital chez le foetus humain dans les deux sex. Journ. anat. et phys. T. XXV.* **1889** *a.*
— *Développement et evolution du tubercule génital chez le foetus humain. Gland. prost. Ibid. T. XXV.* **1889** *b.*
— *Mécanisme suivant lequel s'opèrent la disjonction du rectum d'avec le bouchon cloacal*

et la formation de l'anus chez l'embryon du mouton. Soc. biol. Sér. 9 T. II. p. 207—211. **1890** *a.*

Tourneux, F. *Sur le mode de formation du périnée chez l'embryon de mouton par abaissement d'un repli périnéal unique. C. R. Soc. biolog. Paris. Sér. 9. T. II.* **1890** *b.*

— *Développement des organes génitaux-urinaires chez l'homme. Atlas d'embryologie. Trav. et Mém. d. facultés de Lille. Mém. No. 10. T. II.* **1892.**

— *Sur le mode de cloisonnement du cloaque et sur la formation de la cloison recto-uro-génitale envisagés principalement chez l'embryon de mouton. Bibl. anat. T. II. p. 99—100.* **1894.**

— *Les malformations congénitales de la région ano-génitale au point de vue embryologique. Cinquantenaire Soc. biol. Vol. jub. Paris. p. 603—623.* **1899.**

— *et* **Legay, Ch.** *Mém. sur le développement de l'utérus et du vagin envisagé principalement chez le foetus humain. Journ. anat. phys.* **1884.**

— — *Développement de l'utérus et du vagin depuis la fusion des conduits de Müller à la naissance. C. R. Congr. intern. sc. méd. Copenhague.* **1887.**

— — *Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon de mouton. Journ. anat. phys.* **1888.**

— *et* **Soulié, A.** *Sur l'existence d'un pronephros rudimentaire chez l'embryon de taupe et sur les relations avec l'hydatide pédiculée. C. R. Ass. anat. Sess. 5. p. 55—58.* **1903.**

— *et* **Wertheimer.** *Sur la fusion des conduits de Müller chez l'homme et sur le développement de l'hymen. Sér. 7. T. IV. Soc. biol. C. R.* **1882.**

— — *Développement de la région vestibulaire et des glandes vulvo-vaginales et clitoridienne chez la femme. C. R. Soc. biolog. Paris. Sér. 8. T. I.* **1884.**

Traquair. *On the anatomy of Calamoichthys. Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol. XVIII.* **1866.**

Trew. *De differentiis hominis nati et non nati. Norimberg.* **1736.**

Tribondeau. *Recherches anatom. et histolog. sur le rein des Ophidiens. Série 2. de communications Actes Soc. Linn. Bordeaux. T. LVII. p. XC—CV, CXXXIII—CL.* **1902.**

Tuminati, Giov. *Ricerche anatomiche intorno alle tomache del testicolo. Venezia* **1790.**

Tur, F. *Ergänzende Beiträge zur Morphologie des weiblichen Genitalapparates der Säugetiere. Arb. zool. Lab. Univ. Warschau. Bd. XXI.* **1899.** *(Russisch.)*

Turner, W. *A contribution to the visceral anatomy of the Greenland Shark (Laemargus borealis). Journ. anat. phys. Vol. VII. p. 231—250.* **1873.**

— *Additional observations of the anatomy of the Greenland Shark (Laemargus borealis). Ibid. Vol. VIII. p. 288.* **1874.**

— *Observations on the Spiny Shark (Echinorhinus spinosus). Ibid. Vol. IX.* **1875.**

— *Note on the oviducts of the Greenland Shark (Laemargus borealis). Ibid. Vol. XII.* **1878.**

— *On the pori abdominales in some sharks. Journ. Anat. Phys. Vol. XIV. p. 101—102.* **1879.**

Uhde. *Hydrocele mit Samenfäden. Deutsche Klinik.* **1853.**

Unterhössel 1902 *siehe* **Fleischmann, A.**

Vaerst, K. *Die Fleckniere des Kalbes. Arch. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. XXVII. Sep. als vet.-med. Diss. Bern. p. 1—21.* **1901.**

— *u.* **Guillebeau, A.** *Zur Entwickelung der Niere beim Kalbe. Anat. Anz. Bd. XX. p. 340—347.* **1901.**

Valaoritis. *Ueber die Oogenesis beim Landsalamander (S. maculosa). Zool. Anz. Bd. XLII.* **1879.**

Valenti, Giulio. *Varietà dell' organi di Rosenmüller e rudimenti del canale di Gartner nella donna. Boll. Soc. fisiocrit. Siena.* **1883.** *Ref. in Biol. Centralbl. Bd. IX.* **1884.**

— *Alcune generalità sopra gli organi rudimentali del corpo umano e note anatomiche sopra l'organo di Rosenmüller, i cordoni midollari, il paroophoron, le traccie del canale di Gartner nella donna. Atti Accad fisiocrit. Siena. Ser. 3. Vol. III.* **1885.**

— *Forsettes latérales du frein du prépuce. Arch. ital. biol. T. IV.* **1887.**

— *Di alcuna particolarità anatomica del prepuzio. Atti XII. Congr. Assoc. med. Italia. Vol. I.* **1890.**

— *Sopra i rapporti di sviluppo fra la capsula pronefrica, la muscolatura ventrale e la muscolatura degli arti negli Anfibi (Axolotl). Verh. Anat. Ges. Pavia. p. 189—194.* **1900.**

Valentin, G. *Ueber die Entwickelung der Follikel in dem Eierstocke der Säugetiere. Arch. Anat. u. Phys. Jhrg.* **1838.**

Vajda. *Beiträge zur Anatomie des männlichen Uvogenitalapparates. Wiener med. Wochenschr. Jhrg. XXXVII.* **1887.**

Van Bambeke, Ch. *Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mém. couronn. et Mém. sav. étrang., publ. par l'Acad. Royal d. sc. de Belgique. T. XXXIV.* **1867.**

— *Recherches sur l'embryologie des Poissons osseux. Ibid. T. XL.* **1876.**

— *Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Arch. biol. T. I. p. 305—380.* **1880.**

— *Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf ovarien de Scropaena scrofa L. Ibid. T. XIII.* **1893.**

Van Beneden, E. *Recherches sur la composition et signification de l'oeuf. Mém. Acad. R. d. sc. Belgique. T. XXXIV.* **1870.**

Van Beneden, E. *De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire, caractère sexuel des deux feuillets primordiaux chez l'embryon; hermaphroditisme morphologique de toute individualité animale; essai d'une théorie de la fécondation. Bull. Acad. Belg. Sér. 2. T. XXXVII.* **1874** *a.*
— *De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. p. 1—68. Bruxelles* **1874** *b.*
— *Contributions to the history of the embryonic development of the teleosteans fishes. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XVIII.* **1878.**
— *Contributions à la connaissance de l'ovaire de mammifères. L'ovaire du vespertilio murin et du Rhinolophus ferrum equinum. Arch. biol. T. I.* **1880.**
Van Deen, J. *Uterus masculinus. Nieuw. Arch. Geneesk. J. II.* **1848.**
— *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung des Uterus masculinus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. I. p. 295—346.* **1849.**
Van den Broek, A. J. P. *De geslachtsstrengen van Phalangista vulpina. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdaam.* **1904** *a.*
— *Ueber Rectaldrüsen weiblicher Beuteltiere. Petrus Camper. Bd. II.* **1904** *b.*
— *Untersuchungen über die weiblichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Ibid. Bd. III. p. 221—346.* **1904** *c.*
— *On the genital cords of Phalangista vulpina. Kon. Akad. Wetensch. te Amsterdaam.* **1904** *d.*
— *Untersuchungen über die weibl. Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Petrus Camper. Bd. IV. p. 221—346.* **1905.**
— *Zur Entwickelung der Geschlechtsstränge und Geschlechtsgänge bei den Beuteltieren. Anat. Anz. Bd. XXVIII.* **1906.**
Van der Lith, J. G. *Bijdragen tot de kennis van de ziekelijkte ontwikkeling der Organa urogenitalia en van den normalen Descensus testiculorum. Proefschrift. Utrecht* **1867.**
Van der Stricht, O. *La maturation et la fécondation de l'oeuf d'Amphioxus lanceolat. Arch. biol. T. IX.* **1896.**
— *La ponte ovarique et l'histogenèse du corps jaune. Bull. Acad. Roy. méd. de Belg. Sér. 4. T. XV.* **1901.**
Van Wijhe, J. W. *Beitrag zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Reptilien. Zeitschr. d. niederl. tierk. Vereinig. Bd. V.* **1880** *a.*
— *Bijdrage tot de kennis van het urogenitalsystem bij de Schildpadden. Nederl. Tijdschr. d. Dierk. Vereenig. Bd. V* **1880** *b.*
— *Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwickelung des Vornierenganges. Zool. Anz. Bd. IX. p. 633—635.* **1886.**
— *Ontwikkeling van de uitscheidingsorganen der Selachiers. Nederl. Staatscourant.* **1887.**
— *Ueber die Entwickelung des Exkretionssystems und anderer Organe bei den Selachiern. Anat. Anz. Bd. III. p. 74—76.* **1888** *a.*
— *Bemerkungen zu Dr. Rückert's Artikel über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Zool. Anz. Bd. XI. p. 539—540.* **1888** *b.*
— *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIII. p. 461—516.* **1889.**
— *Ueber die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges bei Selachiern. Verh. Anat. Ges. p. 31—37.* **1898.**
Vassmer, W. *Ueber einen Fall von Persistenz der Gartner'schen Gänge im Uterus und Scheide mit cystischer Erweiterung des in der linken Vaginalwand verlaufenden Abschnittes des Gartner'schen Ganges. Arch. Gynäk. Bd. LX. p. 1—80.* **1900.**
Veit, G. *Handbuch der weiblichen Geschlechtsorgane. 2. Aufl.* **1867.**
— **J.** *Zur normalen Anatomie der Portio vaginalis. Zeitsch. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. V.* **1881.**
— *Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane in P. Müller's Handb. d. Geburtsh. Bd. I.* **1885.**
— *Handbuch der Gynäkologie. Bd. I. Wiesbaden* **1897.**
Veith. *Vaginalepithel und Vaginaldrüsen. Virch. Arch. Bd. CXVII. p. 171—192.* **1889.**
Vejdovsky, F. *System und Morphologie der Oligochäten. Prag* **1884.**
— *Ueber die Morphologie der Exkretionsorgane. Sitz.-Ber. K. böhm. Ges. Wiss.* **1887.**
— *Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag* **1888—1892.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Nephridialapparates von Megascolides austral. Arch. mikr. Anat. Bd. XL.* **1892.**
— *Noch ein Wort über die Entwickelung der Nephridien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXVII. p. 247—254.* **1900.**
— *Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIX. p. 378—397.* **1901.**
Velander. *Om ovariet och dess förhållande till peritoneum. Upsala Läkaref. Förh. Bd. IX.* **1874.**
Vesal, A. *De fabrica corporis humani. Basileae* **1555.**

Vialleton, L. *Développement post-embryonnaire du rein de l'Ammocète. C. R. Acad. sc. Paris. T. CX9. p. 399—401.* ***1890.***
Viault, J. *Le corps de Wolff. Thèse Paris.* ***1880.***
Vincent, Swale. *The carotid gland of mammalia and its relation to the suprarenal capsule, with some remarks upon internal secretion and the phylogeny of the latter organ. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 69—76.* ***1900.***
Vicq d'Azyr. *Recherches sur la structure et la position des testicules, considérés dans la cavité abdominale des foetus sur leur passage hors du ventre. Mém. et hist. Acad. Paris.* ***1780.***
Virchow, Rudolf. *Geschwülste. Bd. I.* ***1863.***
Voeltzkow. *Ueber Biologie und Embryonalentwickelung der Krokodile. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XXIII.* ***1893.***
Vogt, C. *Embryologie des Salmones. Neuchâtel* ***1842*** *a.*
— *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Solothurn* ***1842*** *b.*
— *Sur l'ovaire des jeunes Vérons (Phoxinus varius). Arch. biol. T. III.* ***1882.***
— *et* **Pappenheim.** *Recherches sur l'anatomie comp. des organes de la gén. chez les animaux vertébrés. Annal. sc. nat. Sér. 4. T. XI.* ***1859.***
Voirin, V. *Ueber die Bedeutung der sog. Samenblasen, spec. bei Tieren. Zeitschr. Tiermed. Bd. VI. p. 263—283.* ***1902.***
Wahlgren, F. *Bidrag til Generations-Organerns Anatomi och Physiologi hos Menniskan och Daggdjuren. Akad. Afh. Lund.* ***1849*** *a.*
— *Ueber den Uterus masculinus (Weber) bei dem Menschen und den Säugetieren. Müller's Arch. Anat. Phys.* ***1849*** *b.*
Waldeyer, W. *Anatomische Untersuchung eines menschlichen Embryos von 28—30 Tagen. Heidenhain's Studien des Phys. Inst. Bd. III.* ***1865.***
— *Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig, Engelmann.* ***1870.***
— *Eierstock und Nebeneierstock. Stricker's Handb. der Gewebelehre.* ***1871.***
— *Ueber die sog. ungestielte Hydatide des Hodens. Arch. mikr. Anat. Bd. XIII.* ***1877.***
Wallace, W. *Observations on ovarian ova and follicles in certain Teleostean and Elasmobranch Fishes. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLVII. p. 161—213.* ***1903.***
Walker, Geo. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Prostata. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1899.***
Walther, Th. *Die Vorniere des Axolotl. Inaug.-Diss. Erlangen* ***1883.***
Walton. *A propos de la communication de Keiffer sur l'anatomie comparée de l'utérus. Bull. Soc. Belg. gynéc.* ***1897.***
Wassilieff, M. *Ueber den histologischen Bau der in den äußeren Genitalorganen des Menschen und der Tiere vorkommenden Drüsen. Arb. Labor. med. Fak. Warschau.* ***1880.*** *(Russisch.)*
— *Betreffend die Rudimente der Wolff'schen Gänge beim Weibe. Arch. Gynäk. Bd. XXII.* ***1883.***
Watson, M. *On the female generative organs of Hyaena crocuta. Proc. Zool. Soc. London. Year LXXVII.* ***1877.***
— *On the male generative organs of Chlamydophorus truncatus and Dasypus sexcinctus. Ibid. Year LXXVIII.* ***1878*** *a.*
— *On the male generative organ of Hyaena crocuta. Ibid. Year LXXVIII.* ***1878*** *b.*
— *The homology of the sexual organs. Journ. Anat. Phys. Vol. XIV.* ***1879.***
— **J. H.** *Some observations on the origine and nature of the so-called Hydadits of Morgagni found in men and women, with especial reference to the fate of the Mullerian duct in the epididymis. Ibid. Vol. XXXVI. p. 148—161.* ***1902.***
Weber, A. *Un organ excréteur rudimentaire dans la région cloacale des embryons d'oiseaux. C. R. Soc. biol. T. LV. p. 649—650.* ***1903.***
— *L'extrémité caudale du canal de Wolff chez les embryons d'oiseaux. Ibid. T. LV. p. 650—651.* ***1903.***
— **E. H.** *Annotationes anatomicae et physiologicae. in Progr. z. D. E. Kretschmar's Disput. inaug. Leipzig* ***1836.***
— *Artikel: Descensus testiculorum in Hildebrand's Anatomie. 5. Aufl. Hannover.* ***1843.***
— *Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane. Leipzig* ***1846.***
— *Ueber den Descensus testiculorum beim Menschen und einigen Säugetieren. Müller's Arch. Anat. u. Phys.* ***1847.***
— **Ernst.** *Ueber die geschichtliche Entwickelung der anatomischen Kenntnisse von den weiblichen Geschlechtsorganen. Med. Diss. Würzburg* ***1899.***
— **M.** *Ueber Hermaphroditismus bei Fischen. Nederl. Tijdschr. Dierk.* ***1885.***
— *Abdominalporen. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. 2. Ser. Deel I.* ***1886*** *a.*
— *Studien über Säugetiere. I. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena* ***1886*** *b.*

Weber, M. *Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jbr. Bd. XII.* **1887.**

— **S.** *Zur Entwickelungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.* **1897.**

Weil, C. *Ueber den Descensus testiculorum nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Scheidenhäute und des Scrotums. Prager Zeitschr. f. Heilk. Bd. V.* **1884.**

Weiss, F. E. *Excretory tubules in Amphioxus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXI. p. 489—497.* **1890.**

Weldon, W. F. R. *Note on the early development of Lacerta. Ibid. Vol. XXIII. p. [illegible].* **1883.**

— *On the head-kidney of Bdellostoma, with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Ibid. Vol. XXIV. p. 171—182.* **1884.**

Wenckebach. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Arch. mikr. Anat.* **1886.**

— *Bijdragen to te Kennis der lewenswijze en der voort-planting van de Ansjovis. Jahresber. zool. Stat. Neapel.* **1887.**

Wendeler, P. *Kritische Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der weiblichen Geschlechtsorgane beim Menschen. Centralbl. Gynäk. Jhrg. XXI. p. 566—576.* **1897.**

— *Die fötale Entwickelung der menschlichen Tuben. Arch. mikr. Anat. Bd. XLV.* **1895.**

Werner, J. *Ein Beitrag zur Lehre von den Entwickelungsstörungen der weiblichen Geschlechtsorgane. Deutsche med. Wochenschr. Bd. XVI.* **1890.**

Werth u. Grusdew. *Ueber die Entwickelung der menschlichen Uterusmuskulatur. Arch. Gynäk. Bd. LV.* **1898.** *Vorl. Mitt. in Münch. med. Wochenschr. Jhrg. XLIII.* **1896.**

Wertheimer, E. *Sur la structure et le développement des organes génitaux externes de la femme. Journ. anat. phys. T. XIX.* **1883.**

Weski, Oskar. *Beitrag zur Kenntnis des mikroskopischen Baues der menschlichen Prostata. Med. Diss. Greifswald* **1902.** *Anat. Hefte. Bd. XXI.* **1903.**

Westermann, G. F. *Het geboorte van en Nilpaard (Hippopotamus amphibius) in Nederland. Tijdschr. Dierk. Jhrg. I. Amsterdam* **1884.**

Wheeler, W. M. *The development of the urogenitalorgans of the Lamprey. Zool. Jbr. Abt. Anat. Bd. XIII. p. 1—88.* **1899.**

Whitehead, R. H. *The embryonic development of the interstitial cells of Leydig. Amer. Journ. Anat. Vol. III. p. 167—182.* **1904.**

Wichmann, R. *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwickelung der Nierenorgane der Batrachier. Inaug.-Diss. Bonn* **1884.**

Wichser, J. *Ueber Urnierenreste in den Adnexen des menschlichen Uterus. Inaug.-Diss. Zürich. p. 1—25.* **1899.**

Wiedersheim, R. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Annali del Mus. civ. di St. nat. di Genova. Vol. VII. p. 1.* **1875.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* **1890** *a.*

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalapparates der Krokodile und Schildkröten. Verh. X. intern. med. Kongr. Berlin.* **1890** *a.*

— *Ueber die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI. p. 410—468.* **1890.**

Wieger, G. *Ueber die Entstehung und Entwickelung der Bänder des weiblichen Genitalapparates beim Menschen. Ein Beitrag zur Lehre des Descensus ovariorum. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1895.**

Wiesel, J. *Das Vorkommen accessorischer Nebennieren im Bereich des Nebenhodens. Wien. med. Blätter. Jahrg. XXI.* **1898** *a.*

— *Accessorische Nebennieren im Bereiche des Nebenhodens. Ebenda. Jahrg. XXI. p. 443—444.* **1898** *b.*

— *Ueber accessorische Nebennieren am Nebenhoden beim Menschen und über Kompensationshypertrophien dieser Organe bei der Ratte. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CVIII. p. 257—280.* **1899.**

Will, L. *Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien. Zool. Anz. Bd. VII.* **1884.**

— *Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. VI.* **1892.**

Willey, A. *The later development of Amphioxus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXV.* **1891.**

Wilson, E. B. *The germ-bands of Lumbricus. Journ. Morph. Vol. I. p. 183—192.* **1887.**

— *The embryology of the Earthworm. Ibid. Vol. III. p. 387—462.* **1889.**

— *The cell lineage of Nereis. Ibid. Vol. VI.* **1892.**

— **H. V.** *On the development of the Sea Bass (Serr. atrar.). Johns Hopkins Univ. Circ. Vol. IX. p. 56—59.* **1890.**

— *The embryology of the sea bass (Serran. atrar.). Bull. Univ. St. Fröle Comm. Vol. IX.* **1891.**

Wilson, G. *The development of the Ostium abdominale tubae in the crocodile. Anat. Anz. Bd. XII. p. 79—85.* **1896.**
— *The development of the Müllerian duct of Amphibians. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXXVIII. p. 509—526.* **1897.**
— *Embryonic excretory organs of Ceratodus Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. XIV. p. 321—323.* **1901.**
Winckel, F. *Lehrbuch der Frauenkrankheiten. Leipzig* **1886.**
v. Winiwarter, H. *Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et Homme). Arch. biol. T. XVII. p. 33—190.* **1900.**
— *Beitrag zur Oogenese der Säugetiere (Kaninchen und Mensch). Verh. Morph.-phys. Ges. Wien im Centralbl. Physiol. Bd. XV. p. 189—191.* **1901.**
— *Nachtrag zu meiner Arbeit über Oogenese der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 401—407.* **1902.**
Winkler. *Eine Ovariotomia triplex bei Ueberzahl der Ovarien. Arch. Gynäk. Bd. XIII.* **1878.**
Witkowsky, G. *Anatomische Studien an Nieren junger und alter Katzen. Diss. Würzburg.* **1903.**
v. Wittich. *Beiträge zur morph. und hist. Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. IV. p. 125—167.* **1852.**
— *Harn- und Geschlechtsorgane von Discoglossus pictus und einigen anderen außereuropäischen Batrachiern. Ebenda. Bd. IV.* **1853.**
Woods, F. A. *Origin and migration of the germ cells in Acanthias. Amer. Journ. Anat. Vol. I. p. 307—320.* **1902.**
Wright, R. *On the so called uterus masculinus of the Rabbit. Proc. 4 intern. Congr. Zool. Cambridge.* **1889.**
Wrisberg, H. R. *Observationes anatomicae de testiculorum ex abdomine in scrotum descensu. Göttingen* **1779.**
— *Experimenta et observationes anatomicae de utero gravido, testibus, ovariis et corpore lutea quorundam animalium cum iisdem partibus in homine collatis. Com. Soc. Göttingen. Vol. IV.* **1782.**
— *Commentationes medici physiologici anatomici et obstetricii argumenti. Göttingen* **1800.**
Wyder, Th. *Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der menschlichon Uterusschleimhaut. Arch. Gynäk. Bd. XIII.* **1878.**
Zander. *Ueber funktionelle und genetische Beziehung der Niere zu anderen Organen etc. Ziegler's Beiträge. Bd. VII.* **1890.**
Zarnik, B. *Ueber die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XXI. p. 253—338.* **1904.**
Zeiss, Ed. *Bemerkungen über abnormen Descensus testiculi. Arch. klin. Chir. Bd. II.* **1861.**
Ziegenspeck. *Ueber normale und pathologische Anheftung der Gebärmutter und ihre Beziehungen zu deren wichtigsten Lageveränderungen. Arch. Gynäk. Bd. XXXI.* **1887.**
Ziegler, H. E. *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 596—665.* **1887.**
— *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Ebenda. Bd. XXXII. p. 378—400.* **1888.**
Zimmermann. *Diskussion zu Keibel: Ueber die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. Verh. Anat. Ges. Basel.* **1895.**
Zondek, M. *Das arterielle Gefäßsystem der Niere und seine Bedeutung für die Pathologie und Chirurgie der Niere. Arch. klin. Chir. Bd. LIX. p. 588—599.* **1899.**
Zörner, E. *Bau und Entwickelung des Peritoneum. Med. Diss. Halle.* **1881.**
Zschokke, Erwin. *Beitrag zur Pathologie der Ovarien des Kindes. Schweiz. Arch. Tierheilk.* **1898.**
Zuckerkandl, E. *Ueber den Scheidenfortsatz des Bauchfells und dessen Beziehung zur äußeren Leistenhernie. Arch. klin. Chir. Bd. XX.* **1876.**
— *Ueber Ovarialtaschen. Wien. med. Bl. Jahrg. XIX. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. IX.* **1896.**
— *Zur vergleichenden Anatomie der Ovarialtasche. Anat. Hefte. Bd. XXVI.* **1897.**
— *Ueber Nebenorgane des Sympathicus im Retroperitonealraum des Menschen. Verh. Anat. Ges. Bonn. p. 95—107.* **1901.**

Berichtigungen zu Band III, 1. Teil.

FELIX u. BÜHLER, Entwickelung der Harn- u. Geschlechtsorgane.
a) p. 865, Z. 7 v. o. lies Germano statt Germans.
b) p. 866, Z. 3 v. u. lies De generatione statt Degeneratione.
c) p. 871, Z. 13 v. u. lies Bender statt Benda.
d) p. 881, Z. 16 v. o. lies Veau statt Yeau.
e) p. 881, Z. 18 v. u. lies masculine statt musculaire.

Register.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

K.

L.

O.

P.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.



